Zellen-Studien: Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz ...

Theodor Boveri

Zellen-Studien

von

Dr. Theodor Boveri,
Privatdozent an der Universität München.

Heft 3.

Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung.

Mit 3 lithographischen Tafeln.

(Aus dem zoologischen Institut zu München.)

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1890.

Inhaltsübersicht.

Die wichtige Frage, in welchem Verhältnisse Vater und Mutter zu der in der ersten Embryonalzelle vereinigten Menge von chromatischer Kernsubstanz beitragen, und in welche Beziehung die Chromatinteile beider Eltern hier zu einander treten, ist bekanntlich durch E. VAN BENEDEN (3) für das Ei von Ascaris megalocephala gelöst worden. VAN BENEDEN konnte nachweisen, daß bei diesem parasitischen Wurm die beiden Geschlechtskerne nicht miteinander verschmelzen, sondern daß die chromatische Substanz eines jeden Kerns sich in zwei, sowohl untereinander als mit denen des anderen Kerns gleiche Schleifen kontrahiert, die nun, ohne weiter in Beziehung zu einander zu treten, in die erste Furchungsspindel eingelagert und hier so halbiert werden, daß jede der beiden primären Furchungskugeln von jedem männlichen und von jedem weiblichen Chromatinkörper die eine Hälfte erhält. Damit war für diesen speziellen Fall das Problem, noch ehe es überhaupt aufgeworfen worden war, in der denkbar einfachsten Weise gelöst.

Auf die erste Frage: Wie verhalten sich väterliche und mütterliche Kernsubstanz in ihren Mengen und sichtbaren Qualitäten zu einander? lautet die Antwort: Sie sind vollkommen gleich, nicht nur in der absoluten Substanzmenge, soweit sich dies schätzen läßt, sondern auch — was vielleicht nicht weniger wichtig ist — in der Zahl, Struktur und Form der von jedem Kern gebildeten selbständigen Teilstücke, der Chromosomen[1]). Und die zweite Frage: In welche Beziehung treten die beiden Substanzen zu

1) Ich gebrauche fortan diese von WALDEYER (42) vorgeschlagene zweckmäßige Bezeichnung.

einander? beantwortet sich damit, daß sie gänzlich voneinander isoliert bleiben, so daß wir noch von den beiden primären Furchungszellen aussagen können: es enthält jede zur einen Hälfte ausschließlich väterliche Chromosomen, zur anderen Hälfte mütterliche.

Es ist erwähnenswert, daß die hierin liegende Erkenntnis zugleich eine definitive ist, was wir von den wenigsten unserer Erfahrungen sagen können. Jedes andere gegenseitige Verhalten der beiden Substanzen, und wäre es das einfachste, z. B. paarweise Verschmelzung je eines väterlichen mit einem mütterlichen Element, hätte die weitere Frage im Gefolge: Wie geht es nun des Feineren hierbei zu? Bei dem für Ascaris megalocephala konstatierten Verhalten bleibt dagegen, für das Ei wenigstens, nichts mehr zu fragen übrig; und wenn auch zunächst die Schwierigkeit nur einfach auf die beiden Tochterzellen verlegt ist, so glaube ich es bereits sehr wahrscheinlich gemacht zu haben, daß auch hier, wo nun wirklich männliche und weibliche Elemente in e i n e m Kerngerüst vereinigt werden, doch ein jedes seine Selbständigkeit bewahrt.

Es liegt also in den bei Ascaris megalocephala festgestellten Verhältnissen etwas so Klares und Einfaches, daß man wohl zu der Vermutung berechtigt ist, es möchten dieselben in gleicher Weise auch bei allen übrigen Organismen verwirklicht sein. Ja, unsere Erfahrungen über die Vorgänge der Kernteilung scheinen mir eine solche durchgreifende Gleichartigkeit sogar unbedingt zu fordern. Denn wenn wir auf Grund vielfacher Beobachtungen annehmen müssen, daß die Zahl der Chromosomen für jede Zellenart konstant ist, und daß diese Konstanz sich durch Erbschaft erklärt, so müssen wir erwarten, daß auch das befruchtete Ei jeder Tier- und Pflanzenart eine bestimmte, durch eine konstante Zahl von Chromosomen repräsentierte Menge von Kernsubstanz enthalte, und als Folge davon, daß zur Bildung dieser Menge die beiden das befruchtete Ei zusammensetzenden Geschlechtszellen in bestimmtem Verhältnis beitragen. Und da nun das Getrenntbleiben der beiden Geschlechtskerne im Ascariden-Ei so sichtbarlich den durch die Karyokinese erreichten Zweck erkennen läßt, daß jede Tochterzelle genau den gleichen Anteil an der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz erhalten soll, so müssen wir wohl auch für alle anderen Fälle ein Gleiches voraussetzen.

Was bis jetzt über die Befruchtungsvorgänge im Tier- und Pflanzenreich ermittelt werden konnte, ist überdies einer solchen

Annahme entschieden günstig. So konnte CARNOY (20) dem Pferdespulwurm vier andere Nematoden (Spiroptera strumosa, Filaroides mustelarum, Ophiostomum mucronatum und Coronilla sp.?) an die Seite stellen, welche in dem Verhalten der Geschlechtskerne bei der Befruchtung — abgesehen von der wechselnden Zahl der Chromosomen — vollkommen mit dem erstgenannten übereinstimmen. So hat, lange vor VAN BENEDEN, MARK (35) in seinen vorzüglichen Untersuchungen am Ei von Limax campestris Erscheinungen beschrieben und gezeichnet, welche keinen Zweifel darüber lassen, daß auch hier die Chromosomen der ersten Furchungsspindel als zum einen Teil rein väterliche, zum anderen Teil rein mütterliche aus den nicht verschmelzenden Geschlechtskernen hervorgehen. Und endlich findet sich schon in den grundlegenden Abhandlungen von O. HERTWIG (28—30) und FOL (25) der Befruchtungsvorgang für einige Eier in einer Weise beschrieben, welche nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse fast mit Sicherheit darauf schließen läßt, daß auch in diesen Fällen die Kerne nicht verschmelzen, sondern daß erst die im Ei- und Spermakern getrennt gebildeten Chromosomen in der Spindel vereinigt werden. Ich werde auf diesen Punkt unten ausführlicher zurückzukommen haben.

Auch jene Fälle, für welche eine Verschmelzung der beiden Kerne zu einem einheitlichen, ruhenden, ersten Furchungskern festgestellt ist, können der Annahme einer prinzipiellen Übereinstimmung mit Ascaris megalocephala nicht hinderlich sein. Was zunächst die relativen Mengen der väterlichen und mütterlichen Chromatinsubstanz betrifft, so ist für jene Eier, in denen Ei- und Spermakern im Bläschenzustand miteinander verschmelzen, vielfach hervorgehoben worden, daß die Kerne weder in ihrer Struktur, noch in ihrer Größe zu unterscheiden seien; und gerade für einen der extremsten Fälle von Ungleichheit der beiden Kerne, wie er im Echinodermen-Ei vorliegt, hat O. HERTWIG (30) gezeigt, daß es sich hier nur um verschiedene Entwickelungszustände der Kerne handelt, und daß auch hier der Spermakern, wenn er schon in das reifende Ei eingeführt worden ist, zu einem dem Eikern völlig identischen Gebilde heranwächst.

Schließlich wäre aber auch eine verschiedene Menge väterlicher und mütterlicher Kernsubstanz, wofür vielleicht die Resultate von PLATNER (36) am Ei von Arion und die von BOEHM (9) am Neunaugen-Ei sprechen könnten, nicht auffallend, wofern nur für jede Spezies ein bestimmtes Verhältnis gewahrt bliebe; ja, es

könnte, wie bereits STRASBURGER (40) hervorgehoben hat, ein verschieden großer Anteil der beiden Eltern an der Kernsubstanz des Kindes sogar zur Erklärung mancher Vererbungsthatsachen geeignet erscheinen.

In Bezug auf das gegenseitige Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins bei der Kernverschmelzung ist keine Thatsache bekannt, die der Annahme, daß auch im einheitlichen ersten Furchungskern männliche und weibliche Teile gesondert bleiben, Schwierigkeiten bereiten könnte. Im Gegenteil lassen sogar die Beobachtungen von PLATNER kaum einen Zweifel, daß im ersten Furchungskern von Arion die väterlichen und mütterlichen Chromatinteile ihre Selbständigkeit vollkommen bewahren; und wenn in allen übrigen untersuchten Fällen ein solcher Nachweis nicht zu führen war, so kann dies eine vollkommen genügende Erklärung darin finden, daß wir die männlichen und weiblichen Teile eben nur so lange auseinanderhalten können, als sie räumlich voneinander getrennt oder zeitlich im Entwickelungszustand voneinander verschieden sind, nicht aber an sich, auf Grund in ihnen selbst gelegener unterscheidender Merkmale.

Es schien mir nun, daß auch für diese letzten, einer direkten Beurteilung nicht zugänglichen Fälle ein Weg bestehe, um entweder mit viel größerer Wahrscheinlichkeit als der der Analogie eine Übereinstimmung mit dem durch Ascaris megalocephala repräsentierten Verhalten darzuthun, oder umgekehrt zu beweisen, daß sie sich diesem Schema nicht unterordnen lassen.

Durch die Vergleichung der aus einem ruhenden Kern hervorgehenden Chromosomen nach Zahl und Lagerung mit denjenigen, welche den Kern gebildet haben, Untersuchungen, die zuerst von RABL (39) und dann von mir (15) angestellt worden sind, ist es gewiß sehr wahrscheinlich geworden, daß die einzelnen der Zelle bei ihrer Entstehung zugeteilten Chromosomen in dem scheinbar einheitlichen Kerngerüst doch ihre volle Selbständigkeit bewahren. Ist aber diese Hypothese richtig — und ich glaubte für dieselbe noch eine Reihe weiterer Gründe beibringen zu können — dann ist auch das Selbständigbleiben der männlichen und weiblichen Bestandteile im einheitlichen ruhenden Furchungskern nicht zu bezweifeln, es müssen, gerade so wie bei Ascaris megalocephala, die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zum einen Teil rein männlich, zum anderen rein weiblich sein. Allein mit dieser Art der Beweisführung durfte ich mich nicht begnügen; denn es können auch in jenen Fällen, wo es zur Bildung eines ruhenden

ersten Furchungskernes kommt, Thatsachen ermittelt werden, welche, je nachdem sie sich ergeben, mit dem vorausgesetzten Verhalten verträglich sind oder nicht.

Der Eikern entsteht aus den im Ei verbleibenden Chromosomen der zweiten Richtungsspindel, deren Zahl sich feststellen läßt. Bleiben diese Elemente im Eikern und im ersten Furchungskern selbständig, dann müssen sie in der gleichen Zahl als rein mütterliche Chromosomen in der ersten Furchungsspindel wieder erscheinen, während die übrigen vom Vater stammen. Und wenn nun, wie bei Ascaris megalocephala, Vater und Mutter die gleiche Zahl von Kernelementen liefern, so müssen in der ersten Furchungsspindel doppelt so viel Elemente vorhanden sein als in der inneren Tochterplatte der zweiten Richtungsspindel. Weiterhin lassen sich, wie die Untersuchungen von Fol (25) und den Brüdern Hertwig (32) gelehrt haben, in den Echinodermeneiern und wahrscheinlich auch in anderen durch das Hervorrufen polyspermer Befruchtung selbständige Spermakerne zur Bildung karyokinetischer Figuren anregen, auf welche Weise bestimmt werden kann, wie viel Kernelemente der Spermakern für sich allein liefert. Und diese Zahl muß, wenn unsere Voraussetzungen richtig sein sollen, zu der Chromosomenzahl der zweiten Richtungsspindel addiert, die Zahl der Elemente in der ersten Furchungsspindel ergeben. Für jene Fälle endlich, wo eine solche selbständige Entwickelung des Spermakerns nicht zu erzielen ist, konnte vielleicht mit gleichem Erfolg das Studium der Spermatogenese herangezogen werden, indem die Elementzahl in den letzten Teilungen der Spermatocyten mit der Chromosomenzahl des Spermakerns gleich sein oder wenigstens in einem einfachen Verhältnis stehen müßte.

Auf diese Weise schien mir die Frage, sei es mit dem einen, sei es mit dem andern Resultat gelöst werden zu können, und unter diesen Gesichtspunkten beschloß ich, bei einem Aufenthalt am Meer die Arbeit zu unternehmen.

Bei der Wahl der Objekte war vor allem die Jahreszeit maßgebend, sodann der Wunsch, Repräsentanten möglichst verschiedener Typen zu studieren, endlich die Beschränkung auf Eier, welche alle in Betracht kommenden Verhältnisse in toto überblicken lassen.

Nachdem ich an Echinodermeneiern als den für experimentelle Beeinflussung günstigsten in der oben bezeichneten Weise meine Untersuchungen begonnen hatte, und zwar durchaus mit dem erwarteten Erfolg, zeigte sich beim Studium anderer Eier

(Pterotrachea, Sagitta), daß hier der eingeschlagene Weg ganz überflüssig sei, indem sich diese Eier genau so wie das von Ascaris megalocephala verhalten, was ich allerdings schon nach den Beschreibungen von O. HERTWIG und FOL halb und halb erwartet hatte. Nachdem ein gleiches Verhalten auch für Carinaria, Phyllirhoë und Cionia sich ergeben hatte, bot sich mir in dem Ei der Meduse Tiara ein Objekt dar, wo bei Verschmelzung eines homogenen Spermakerns mit einem ruhenden Eikern doch ein Selbständigbleiben der in gleicher Zahl vorhandenen väterlichen und mütterlichen Chromosomen nachgewiesen werden konnte. Und als ich nun von diesem wichtigen Fall wieder zu den Echinodermeneiern zurückkehrte, da ließ sich für diese, wenn auch nur unter gewissen Umständen, direkt ein gleiches Verhalten feststellen.

Sonach konnte auf die Ausführung der Hypothese von der Individualität der Chromosomen verzichtet werden, indem jetzt umgekehrt die gefundenen Verhältnisse mit als starke Stütze für jene Hypothese verwendet werden können.

Was die Untersuchungsmethode anbelangt, so habe ich die Echinodermeneier zum Teil in Pikrinessigsäure gehärtet und mit Boraxkarmin gefärbt, im übrigen habe ich fast ausschließlich mit dem SCHNEIDER'schen Essigkarmin gearbeitet. Diese Konservierungs- und Färbungsflüssigkeit hat mir für das Studium der chromatischen Substanz vorzügliche Dienste geleistet. Ich will zwar nicht in Abrede stellen, daß man vielleicht mit anderen Methoden ein Gleiches erreichen könnte, überdies mit besserer Erhaltung der übrigen Zellstrukturen; allein bei einem kurzen Aufenthalt am Meer, wo man sich mit oft langwierigen Versuchen nicht aufhalten kann und überdies zu befürchten ist, daß man ein Objekt nicht noch einmal bekommt, ist das SCHNEIDER'sche Karmin, das zur Darstellung der Chromosomen überall mit dem gleichen vorzüglichen Erfolg gebraucht werden kann, ein unersetzliches Mittel.

Ich habe dasselbe in der Weise angewendet, daß ich, nachdem die unter dem Mikroskop in ihrer Entwickelung verfolgten lebenden Eier das gewünschte Stadium erreicht hatten, das Essigkarmin an den Rand des Deckglases setzte und auf der anderen Seite mit Fließpapier absaugte, bis das Ei ringsum von der konzentrierten Farbstofflösung umspült war. Je nach der Größe der

Eier ließ ich den Farbstoff kürzere oder längere Zeit (5 bis 30 Minuten) einwirken (ein mehr als genügendes Verweilen der Eier in der Farbe schadet nicht) und saugte dann in der gleichen Weise Eisessig durch, bis dieser klar erschien. Der Eisessig entfärbt alle Teile mit Ausnahme der Chromosomen sehr rasch, ohne diese selbst Stunden lang merklich anzugreifen. Außerdem verursacht er eine sehr wünschenswerte Durchsichtigkeit selbst beträchtlicher Protoplasmamassen und verleiht den Chromosomen, abgesehen von der Färbung, eine solche Schärfe, wie nach meinen Erfahrungen kein anderes Mittel.

Durch Hinzufügen von Glycerin vermochte ich die Eier einige Tage zu erhalten; dann wurden dieselben rasch blauschwarz und in kurzer Zeit völlig undurchsichtig. Nur ein einziges Präparat konnte ich länger erhalten; dasselbe ist auch jetzt, nach fast einem Jahr, noch brauchbar. Es rührt dies, wie ich ziemlich sicher annehmen zu dürfen glaube, daher, daß in diesem Fall durch lange fortgesetztes Auswaschen mit Eisessig jede Spur des Karmins fortgeschafft war. Ich glaube nach diesem Fall, daß, wenn man mit dem Ausziehen sehr sorgfältig verfährt, vielleicht vor dem Glycerinzusatz noch mit destilliertem Wasser auswäscht, daß man dann Präparate erhalten kann, welche die Verhältnisse der chromatischen Substanz dauernd gut erkennen lassen.

Alle anderen Strukturen freilich gehen sehr rasch zu Grunde, und deshalb vermochte ich leider über die achromatischen Bestandteile der Teilungsfiguren nur wenig zu ermitteln, obgleich mir dies sehr interessant gewesen wäre. Das Wenige soll hier mitgeteilt werden.

Bezüglich der Untersuchungsmethode habe ich noch anzuführen, daß es, um genaue Zählungen der Chromosomen auszuführen, häufig unerläßlich ist, die Eier zu pressen, wodurch die Elemente auseinandergetrieben werden. Ich bemerke dies auch deswegen, weil meine Zeichnungen zwar insofern genau sind, als jedes Chromosoma mit dem Prisma gezeichnet ist, weil sie aber, eben infolge der Pressung, hinsichtlich der Größe der Kerne, der gegenseitigen Lage der Elemente und deren Biegungen nicht alle als dem lebenden Zustand genau entsprechend angesehen werden dürfen.

Die im Folgenden beschriebenen Untersuchungen sind sämtlich in der zoologischen Station zu Neapel angestellt worden. Wie sehr dieselben durch die vorzügliche Organisation dieses In-

stituts und durch das freundliche Entgegenkommen seines Leiters und seiner Beamten gefördert worden sind, sei hier dankend hervorgehoben.

A. Eigene Untersuchungen [1]).

I. Pterotrachea mutica, Carinaria mediterranea, Phyllirhoë bucephalum.

Die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge von Pterotrachea und Phyllirhoë hat bereits O. Hertwig (30) untersucht, die von Pterotrachea auch Fol (25). Der Verlauf ist bei den drei genannten Mollusken so gleichartig, daß dieselben gemeinsam abgehandelt werden können. Die Befruchtung ist bekanntlich eine innere, die Eier werden in Gallertschnüren abgesetzt und beginnen alsbald nach der Ablage zwei Richtungskörper zu bilden.

a) Das Keimbläschen.

Ich habe dasselbe nur an den Eiern von Pterotrachea untersucht, und zwar nur an abgelegten Eiern, wo dasselbe noch eine kurze Zeit lang als großes rundes Bläschen zu erkennen ist. Dasselbe enthält um diese Zeit 16 sehr kleine und kurze Chromosomen, welche in dieser Zahl mehrfach sicher bestimmt werden konnten (Fig. 1). Diese Körperchen hat Fol bereits gesehen (pag. 45), giebt jedoch an, daß sie in manchen Fällen vollständig fehlen, was ohne Zweifel irrtümlich ist. Fol spricht als Vermutung aus, die Körnchen könnten aus dem vorher vorhandenen Keimfleck gebildet sein. Ich selbst vermag nichts Bestimmteres auszusagen.

b) Die Bildung des ersten Richtungskörpers.

Den Aufbau der ersten Richtungsspindel, der von Fol sehr eingehend beschrieben worden ist, habe ich nicht genauer verfolgt. Mit Sicherheit konnte ich feststellen, daß die Pole der Spindel mit ihrer Strahlung außerhalb des noch intakten Keimbläschens auftreten, auch daß sie hier nicht opponiert liegen, sondern einseitig, wie dies schon Fol in Fig. 17 (Pl. VII) ganz richtig dargestellt hat. Über die Angabe von Fol, daß die Spindelfasern aus dem intranucleären Gerüstwerk entstehen, fehlt mir ein Urteil.

In der völlig ausgebildeten Spindel finden wir die 16 Chromo-

1) Die Litteratur, soweit sie sich auf die von mir studierten Objekte bezieht, ist schon in diesem Abschnitt berücksichtigt.

somen des Keimbläschens zur Äquatorialplatte angeordnet. Daß es wirklich die nämlichen Gebilde sind, die wir dort gefunden haben, darüber kann nach der Übereinstimmung in der Zahl und Größe dieser Körperchen, nach dem Umstand, daß dieselben hier und dort die einzigen chromatischen Teile sind, und endlich nach den vermittelnden Bildern, die ich von der Spindelbildung gesehen habe, kein Zweifel bestehen. Wenn FOL diese Identität für unwahrscheinlich hält (pag. 45) oder ganz leugnet (p. 184), so hat dies seinen Grund in den unvollkommenen Untersuchungsmethoden der damaligen Zeit. Überdies sind, wie FOL schon beklagt (pag. 39), die Eier der Heteropoden sehr schwer zu konservieren; mir selbst ist es mit keinem anderen Mittel als dem SCHNEIDER'schen Karmin gelungen, die chromatischen Elemente gut zur Anschauung zu bringen.

Die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sind nicht, wie O. HERTWIG und FOL beschreiben, Körner, sondern kurze Fädchen (Fig. 2), die mehr oder weniger stark winkelig gebogen sind. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß die Schleifenwinkel der Spindelachse, die Enden der Peripherie zugekehrt sind. Die Äquatorialplatte ist annähernd kreisförmig, die meisten Chromosomen liegen in einem peripheren Kranz, stets finden sich aber auch einige im Innern. Die Chromosomen erleiden eine Längsspaltung, die nur bei der Profilbetrachtung der Spindel deutlich hervortritt.

Fig. 3 giebt ein sehr schönes Bild der Metakinese in der ersten Richtungsspindel von Pterotrachea. Die Figur ist ziemlich stark gepreßt und läßt die sämtlichen vorhandenen Chromosomen — 16 Paare — erkennen. Das Bild zeigt, wenn man von der Kleinheit der Chromosomen im Vergleich zur achromatischen Figur absieht, eine große Übereinstimmung mit der Metakinese der Epidermiszellen von Salamandra. Besondere Erwähnung verdient, daß an jedes Tochterelement eine Spindelfaser sich anheftet, und zwar an denjenigen Punkt, welcher dem Pol am nächsten steht. Zeigt sich hierin also ein in der letzten Zeit mehrfach, besonders bei Ascaris megalocephala konstatiertes Verhalten, so ist doch gerade dem letztgenannten Objekt gegenüber insofern ein Unterschied bemerkbar, als bei Ascaris jedes Tochterchromosoma in ganzer Länge von Spindelfasern besetzt ist, während bei Pterotrachea an jedes Tochterelement nur ein einziges Fädchen herantritt, und zwar so, daß an jedem Paar von Schwesterchromosomen die Anheftungsstellen symmetrische Punkte einnehmen.

In diesem Unterschied ist es offenbar begründet, daß die Ge-

staltung der Tochtergruppen in den beiden betrachteten Fällen eine verschiedene ist: daß bei Ascaris die Tochterschleifen entweder in ganzer Länge oder doch wenigstens zum größeren Teil zu einer auf der Spindelachse senkrechten, nahezu ebenen Fläche angeordnet sind, wogegen bei Pterotrachea nur ein Punkt jeder Schleife dieser Fläche angehört. In beiden Fällen gehen demnach bei dem Auseinanderweichen der Chromatingruppen die direkt von Spindelfasern ergriffenen Teile der Schleifen voraus, die anderen werden nachgezogen. Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß FOL trotz seiner mangelhaften Einsicht in die Konstitution der Teilungsfigur doch schon die Verbindung zwischen den Spindelfasern und den chromatischen Elementen erkannt hat. Auf einem gewissen Stadium der Spindelentstehung sah er die im Innern des Keimbläschens verlaufenden Strahlen der beiden Radiensysteme häufig mit knopfartigen Anschwellungen endigen (pag. 184), was einen Zustand bezeichnet, in welchem ein Chromosoma erst mit dem einen Pol in Verbindung getreten ist. Es ist ja überhaupt hervorzuheben, daß die ersten Autoren, welche sich mit karyokinetischen Vorgängen beschäftigten (BÜTSCHLI, O. HERTWIG, FOL u. a.), an ihren Objekten den in Rede stehenden Zusammenhang vielfach beschrieben und gezeichnet haben; galten ja doch die „BÜTSCHLIschen Körner“ geradezu als Anschwellungen der Spindelfasern. Freilich stehen wir diesem Verhalten jetzt mit anderen Augen gegenüber.

Interessant waren mir die Chromosomen in der ersten Richtungsspindel von Carinaria, die, was auch für Phyllirhoë gilt, gleichfalls in der Zahl 16 vorhanden sind [1]). Es zeigte sich nämlich, daß bei Carinaria, genau wie bei Ascaris megalocephala, die Chromosomen der ersten Spindel vierteilig sind, indem, wie ich es dort nachgewiesen habe (12), die noch verbundenen primären Tochterelemente auf diesem Stadium bereits eine deutliche Längsspaltung erkennen lassen. Fig. 13 zeigt eine Äquatorialplatte bei schräger Ansicht in einem Moment, wo die primären Schwesterelemente, deren jedes aus 2 scharf geschiedenen parallelen Fädchen besteht, gerade begonnen haben, sich voneinander zu entfernen. Dieses Bild kann als ein Beweis für die vorzügliche Schärfe gelten, mit welcher die Essigkarminmethode derartige feine Strukturen selbst an so äußerst kleinen Chromatinkörpern zur Anschauung bringt.

1) O. HERTWIG bildet in Fig. 6 (Taf. XI) die erste Richtungsspindel von Phyllirhoë bei polarer Ansicht ab. In dieser Figur sind ganz deutlich 16 Chromosomen gezeichnet.

Fig. 7, gleichfalls von Carinaria, zeigt den ersten Richtungskörper bereits ausgestoßen. Man erkennt in demselben eine Gruppe längsgespaltener Chromosomen, eine entsprechende im Ei. Fig. 6 repräsentiert ein gleiches Stadium, in der Richtung der Teilungsachse gesehen: links (a) die Chromosomengruppe des Eies mit dem darunter gelegenen Strahlensystem, rechts (b) den Richtungskörper. Hier wie dort lassen sich 16 längsgespaltene Chromosomen zählen.

c) Die Bildung des zweiten Richtungskörpers.

Die nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers im Ei verbleibenden Tochterelemente werden direkt zu den Mutterelementen der zweiten Spindel. Die Zahl der hier vorhandenen Chromosomen beträgt also gleichfalls 16. Diese erleiden nun, genau wie die der ersten Spindel, eine Längsspaltung, die bei Carinaria schon in der Äquatorialplatte der ersten Spindel vorbereitet war (Fig. 13), während sie bei Pterotrachea und Phyllirhoë nach meinen Erfahrungen erst später hervortritt, bei Phyllirhoë sogar erst nach völliger Ausbildung der zweiten Spindel.

Fig. 4 zeigt eine fertig gebildete zweite Richtungsspindel von Pterotrachea nahezu im Profil, Fig. 5 die Chromosomen einer solchen vom Pol. Dieselben sind sehr kurz und zum größten Teil stabförmig. Die Metakinese stimmt mit der für die erste Spindel beschriebenen vollkommen überein, nur daß alles bedeutend kleiner ist. 16 Tochterelemente werden im zweiten Richtungskörper ausgestoßen, 16 bleiben im Ei, um den Eikern zu bilden. Die Zellteilung, welche zur Entstehung des reifen Eies und des zweiten Richtungskörpers führt, ist also, wie die vorhergehende, eine typische karyokinetische Teilung.

Ein paar Worte mögen noch der achromatischen Figur gewidmet sein. Fol (25, pag. 185) stellt die Bildung der zweiten Richtungsspindel so dar, als wenn einfach die im Ei verbleibende Hälfte der ersten Richtungsspindel zur inneren Hälfte der zweiten würde, die äußere aber aus den Verbindungsfasern entstände, indem diese bei der Abschnürung des ersten Richtungskörpers an der Eioberfläche in einem Punkt zusammengerafft würden, der nun den äußeren Pol der Spindel repräsentiere. Nach meinen Beobachtungen ist der Vorgang ein wesentlich anderer. Die zweite Spindel entsteht vollkommen neu und ausschließlich aus dem nach innen von den Chromosomen gelegenen Strahlensystem. Die hier gelegene einfache Strahlensonne mit kugeligem, homogenem Centrum

teilt sich, nachdem sich vorher das Centrum in tangentialer Richtung in die Länge gestreckt und in zwei Centren durchgeschnürt hat. Ein frühes Stadium dieser Teilung, auf welchem das Strahlencentrum hantelförmig erscheint, ist in Fig. 7 zu erkennen, ein etwas späteres mit 2 Centren in Fig. 6a. So entstehen zwei Strahlensonnen, von denen die eine, indem sie sich von der anderen entfernt, gegen die Oberfläche des Eies emporsteigt, während welcher Wanderung sich zugleich die Verbindung mit den Chromosomen ausbildet. Die fertige Spindel steht dann, wie die erste, annähernd in einem Eiradius. Der äußere Pol berührt die Eioberfläche, und er verliert durch diese Lagerung mehr als die Hälfte der Strahlensonne, die ihn ursprünglich, gerade wie den inneren, rings gleichmäßig umgeben hat (Fig. 4).

d) Der Spermakern bis zur Abtrennung des zweiten Richtungskörpers.

Fol scheint den Spermakern erst nach der Ausstoßung des zweiten Richtungskörpers gesehen zu haben. An den Essigkarminpräparaten ist es leicht, ihn jederzeit mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit zu erkennen. Zur Zeit, wo das Keimbläschen noch besteht, ist der Spermakern ziemlich homogen, intensiv färbbar, sehr klein und von wechselnder Form. Allmählich quillt er auf und gewinnt dabei ein gekörneltes Aussehen: zwischen chromatischen Partieen werden unfärbbare Zwischenräume sichtbar. Zur Zeit des Bestehens der zweiten Richtungsspindel hat der Kern das Aussehen, wie es in Fig. 8 von Pterotrachea dargestellt ist. Es zeigt sich eine kleine kugelige Vakuole im Protoplasma, und in dieser ist der vorher kompakte Chromatinkörper in eine Anzahl kurzer gekrümmter Fädchen zerfallen, die mit den Tochterelementen der zweiten Richtungsspindel in Form und Größe übereinstimmen. (Fig. 8 gehört dem gleichen Ei an, wie Fig. 4, ist aber in etwas größerem Maßstab gezeichnet.) Der beschriebene Zustand ist bis zur Ablösung des zweiten Richtungskörpers sichtbar. Die Zahl der Chromosomen — denn als solche dürfen wir die einzelnen Chromatinportionen des Spermakerns auf Grund ihrer Übereinstimmung mit denen, aus welchen der Eikern entsteht, bezeichnen, ist nicht genau bestimmbar, kann aber annähernd auf 16 geschätzt werden.

Schon auf einem Stadium, wo der erste Richtungskörper noch nicht ausgestoßen ist, konnte ich am Spermakern eine Strahlung erkennen. Dieselbe ist sehr unscheinbar und leicht zu übersehen;

sucht man aber danach, so läßt sie sich an den Essigkarmin-Präparaten stets nachweisen (Fig. 8). In allen Fällen zeigt sich, daß das Centrum der Strahlung in einiger Entfernung vom Spermakern liegt, als eine kugelige Ansammlung homogener Substanz ohne scharfe Begrenzung. Sehr häufig fand ich den Abstand des Strahlencentrums vom Kern noch größer als an dem Präparat der Fig. 8.

Der Ort, an welchem der Spermakern angetroffen wird, in Bezug zu der Stelle, an welcher sich die Bildung der Richtungskörper vollzieht, ist sehr variabel. Somit darf wohl angenommen werden, daß das Spermatozoon an jeder beliebigen Stelle ins Ei einzudringen vermag.

e) Ei- und Spermakern bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel.

Die verschiedenen Zustände der beiden Geschlechtskerne bis zu dem sog. Ruhestadium habe ich nicht eingehend studiert. Die Essigkarmin-Methode giebt von diesen Phasen keine guten Bilder. Ein Stadium, auf welchem die 16 weiblichen Chromosomen sich zum Eikern umzubilden beginnen, ist in Fig. 9 von Pterotrachea dargestellt. Die Elemente erscheinen aufgequollen und schwammig; eine feinere Analyse ist bei der Kleinheit derselben nicht möglich. Ein ähnliches Aussehen bieten zur gleichen Zeit die männlichen Chromosomen dar, nur daß ihnen die regelmäßige Gruppierung, welche die weiblichen Elemente aus der Spindel mitbringen, fehlt.

Ganz gleichmäßig quellen nun die beiden Kerne zu ziemlich großen Bläschen auf, und während der Eikern seine Lage annähernd beibehält, rückt der Spermakern gegen ihn hin. Fol berichtet (pag. 115), daß er den Spermakern in lebenden Eiern während dieser Bewegung von einer Strahlung umgeben sah, die bei Behandlung mit Reagentien verschwinde. Ich habe um diese Zeit die Spermastrahlung weder an lebenden, noch an abgetöteten Eiern wahrgenommen, ohne damit ihr Vorhandensein in Abrede stellen zu wollen.

Die völlig ausgebildeten Geschlechtskerne liegen fast stets so, daß die Verbindungslinie ihrer Mittelpunkte in einen Eiradius fällt, und zwar in denjenigen, welcher zugleich den zweiten Richtungskörper enthält. Sie sind bald dicht aneinander geschmiegt und dann gegeneinander abgeplattet, bald durch eine Protoplasmaschicht voneinander getrennt.

Eine Verschmelzung der beiden Kernbläschen zu einer einheitlichen Vakuole habe ich bei Pterotrachea und Carinaria nie, bei Phyllirhoë nur sehr selten gesehen. Vielmehr ist bei den beiden Heteropoden das ausschließliche Verhalten und bei Phyllirhoë die Regel dies, daß sich jeder Kern selbständig für die Teilung vorbereitet; sowohl im Ei- als im Spermakern tritt eine bestimmte Zahl von Chromosomen auf, die nach Auflösung der Vakuolen gemeinsam in die erste Furchungsspindel eingelagert werden. Dieser Vorgang wird durch die Figg. 10, 11 und 14, die beiden ersteren von Pterotrachea, die letztere von Phyllirhoë, illustriert. Am genauesten konnte ich den Prozeß bei Pterotrachea verfolgen, weil hier die Kernbestandteile am größten sind. In Fig. 10 sehen wir das Chromatin eines jeden Kerns zu einer Anzahl getrennter, sehr langer und feiner Fäden kontrahiert, die größtenteils an der Kernmembran hinziehen. Die Zahl dieser Fäden läßt sich in jedem Kern mit Sicherheit auf 16 bestimmen, eine Zählung, die ich mit immer gleichem Resultat bei jeder der drei untersuchten Formen mehrfach ausgeführt habe.

In dem Spermakern der Fig. 10 ist der Verlauf der Chromosomen ein ganz regelloser, im Eikern dagegen zeigen dieselben eine bestimmte Gruppierung, vor allem in der Hinsicht, daß die Fädchen im allgemeinen ziemlich gestreckt von der gegen den zweiten Richtungskörper gekehrten Seite des Bläschens zur entgegengesetzten verlaufen. Ist ein Schleifenwinkel vorhanden, so liegt dieser stets an der dem Richtungskörper abgewandten Kernseite. Überhaupt zeigt sich an dieser Seite die dichteste Häufung von Fäden, während die entgegengesetzte in einem gewissen Bereich fast völlig frei ist. Wir finden also in diesem Kern in sehr typischer Weise das Rabl'sche Schema mit Pol- und Gegenpolseite verwirklicht, und der vorliegende Fall ist zugleich, wie nicht leicht ein anderer, geeignet, über die Bedeutung dieser Anordnung Aufschluß zu geben. Es läßt sich klar erkennen, wie dieselbe lediglich abhängig ist von der Gruppierung derjenigen Elemente, welche die beiden Kerne gebildet haben. Im entstehenden Spermakern (Fig. 8) war der Verlauf der Chromosomen ein ganz regelloser; ein Gleiches finden wir an den neu auftretenden Schleifen. Die weiblichen Elemente dagegen hatten durch die Teilungsmechanik eine bestimmte regelmäßige Lagerung erhalten (Fig. 9). Sie waren zu einer Platte vereint, die auf dem durch den zweiten Richtungskörper bestimmten Eiradius senkrecht stand; waren die Chromosomen gestreckt, so verliefen sie annähernd jenem Radius

parallel, waren sie winkelig gebogen, so lag dieser Winkel stets auf der dem Eicentrum zugekehrten Seite der Platte. Wesentlich den gleichen Verlauf halten die Chromatinfäden des zur Teilung sich vorbereitenden Eikerns ein. So typisch wie in dem Ei der Fig. 10 fand ich die Anordnung allerdings höchst selten; in vielen Fällen war sogar eine besondere Regelmäßigkeit in der Schleifengruppierung des Eikerns kaum nachzuweisen. Daraus geht jedenfalls hervor, daß das Fortbestehen einer bestimmten Orientierung der chromatischen Substanz im ruhenden Kern für die Funktionen desselben ohne jede Bedeutung ist. Zu diesem Ergebnis muß übrigens schon die Verschiedenheit führen, wie sie in Fig. 10 zwischen dem Ei- und Spermakern sichtbar ist. Die beiden Geschlechtskerne sind in allen übrigen Punkten so vollkommen gleich, sie sind einander auch, nach allen unseren Erfahrungen, in ihren Wirkungen so vollkommen gleichwertig, daß die in Rede stehende Verschiedenheit ihrer Struktur als etwas Gleichgültiges erscheinen muß.

In Fig. 14 ist ein der Fig. 10 entsprechendes Stadium von Phyllirhoë dargestellt. In den beiden Geschlechtskernen sind nur einige der vorhandenen Chromosomen eingezeichnet, da deren Verfolgung durch die in diesen Kernen in großer Zahl vorhandenen riesigen achromatischen Nukleolen sehr erschwert wird. Falls die Geschlechtskerne von Pterotrachea und Carinaria gleichfalls solche Kernkörperchen enthalten sollten (O. Hertwig beschreibt bei Pterotrachea in jedem Kern eines), so müßten sie durch die von mir gebrauchte Behandlung verschwinden; denn ich habe niemals etwas davon wahrnehmen können.

Der völligen Auflösung von Ei- und Spermakern geht eine beträchtliche Schrumpfung vorher, wie eine solche auch in anderen Zellen vorkommt und kürzlich von Kultschitzky (33) und von mir (15) für das Ei von Ascaris megalocephala beschrieben worden ist. Dieses Stadium ist nach einem Ei von Pterotrachea in Fig. 11 abgebildet. Die Chromosomen eines jeden Kerns sind infolge der Schrumpfung sehr dicht zusammengeballt, so daß eine Zählung jetzt kaum mehr ausführbar ist. Dabei haben sich die einzelnen Fädchen sehr beträchtlich verkürzt und entsprechend verdickt. Von der Kernmembran ist in Fig. 11 nichts Sicheres mehr zu sehen. Trotzdem sind die männliche und weibliche Chromatingruppe aufs schärfste voneinander gesondert, ja, es tritt deren gänzliche Unabhängigkeit voneinander gerade in diesem Stadium aufs deutlichste hervor, da, wie es scheint, selbst in jenen Fällen,

wo eine Berührung der beiden Kernbläschen stattgefunden hat, durch die Schrumpfung der Vakuolen wieder ein größerer Zwischenraum zwischen die beiden Fadenknäuel eingeschaltet wird. Erst wenn die Chromosomen unter den Einfluß der achromatischen Teilungsorgane gelangen, beginnt die Sonderung allmählich zu verschwinden.

Über die Ausbildung der achromatischen Teilungsfigur kann ich leider nur spärliche Angaben machen. Der früheste Zustand, den ich gesehen habe, zeigt bereits zwei Strahlensonnen (Fig. 10 und 14), die in der Regel so liegen, daß die Verbindungslinie ihrer Centren auf der der Kernmittelpunkte senkrecht steht. Dieses Stadium haben schon O. Hertwig und Fol vor Augen gehabt. Wenn jedoch der letztere die erwähnte, in Fig. 14 dargestellte Lagebeziehung zwischen den Strahlencentren und den Kernen als eine Regel ohne Ausnahme anspricht, so habe ich dagegen auf meine Fig. 10 hinzuweisen, welche lehrt, daß in frühen Stadien die Lagerung der beiden Sonnen eine andere sein kann.

Sowohl in Fig. 10 als auch in Fig. 11 erkennt man, daß die Strahlencentra, in denen ich scharf begrenzte Centrosomen nicht nachweisen konnte, von den Kernen vollkommen unabhängig sind.

Welche Beziehungen zwischen den beiden Centren und dem während der Eireifung nachweisbaren Sperma-Strahlungscentrum (Fig. 8) oder dem im Ei verbleibenden Polkörperchen der zweiten Richtungsspindel bestehen, vermag ich nicht anzugeben, da ich eben auf den zwischenliegenden Stadien nicht die geringste Spur einer Strahlung habe wahrnehmen können.

Immerhin könnte die Fig. 10, wo beide Centren mehr dem Spermakern genähert sind, im Sinne einer Entstehung derselben aus dem Spermacentrum verwertet werden.

Auf Stadien, wo die Kerne bereits geschrumpft sind, fand ich stets die in Fig. 11 dargestellte gesetzmäßige Lagerung der beiden Strahlensonnen zu den beiden Chromatingruppen, welche zu der tangentialen Stellung der ersten Furchungsspindel führt.

Eine Verknüpfung der Schleifen mit den ihnen zustrebenden Radien scheint in dem Ei der Fig. 11 noch nicht ausgebildet zu sein; es läßt sich wenigstens noch kein richtender Einfluß der Strahlensonnen auf die Chromosomen erkennen.

Etwas ältere Eier zeigen dann die allmähliche Einordnung der Schleifen in eine zur Verbindungslinie der beiden Pole senkrechte Platte. In Fig. 12 habe ich eine ziemlich fertige Äqua-

torialplatte einer ersten Furchungsspindel von Pterotrachea gezeichnet. Man sieht in der Richtung der Spindelachse auf die durch Quetschung ein wenig auseinander getriebenen Chromosomen. Die Zahl dieser Körperchen beträgt 32; wir können mit Bestimmtheit behaupten, daß 16 derselben rein väterlich sind, 16 mütterlich. Eine Sonderung in zwei dieser Abstammung entsprechende Gruppen besteht nicht mehr; welches also die väterlichen, welches die mütterlichen Elemente sind, läßt sich bei der vollkommenen Gleichheit derselben nicht mehr bestimmen.

Jedes Chromosoma der Fig. 12 ist bereits in zwei für die beiden Tochterzellen bestimmte Hälften gespalten; so erhält jede der beiden Furchungskugeln 16 väterliche und 16 mütterliche Elemente.

Wie ich schon in der Einleitung erwähnt habe, ließ sich das gegenseitige Verhalten von Ei- und Spermakern, wie ich es im Vorstehenden beschrieben habe, bereits aus der Darstellung O. Hertwig's und Fol's mit ziemlicher Sicherheit erschließen. So heißt es bei O. Hertwig (30, pag. 209): „Nach dem Verschwinden der Nucleoli entwickelt sich an der Berührungsfläche der konjugierten Kerne an zwei entgegengesetzten Polen je eine Strahlung im angrenzenden Protoplasma. Dann schwindet die Scheidewand der beiden Kerne, und man sieht in dem so entstandenen gemeinsamen Raum eine Anzahl feiner Fasern sich zwischen den beiden Strahlungen ausspannen.“ Fol spricht zwar (pag. 115) von einer Verschmelzung der Vorkerne, zeichnet dieselbe jedoch nicht und führt vielmehr gerade bei dieser Gelegenheit ein Bild an (Fig. 7, Pl. IX), welches zwei deutlich getrennte Kerne erkennen läßt. Auf pag. 187 heißt es: „La formation de l'amphiaster du premier fractionnement est tellement prompte, que souvent nous le voyons apparaître avant même que les pronucléus soient entièrement soudés entre eux.“ Dies entspricht vollkommen dem wahren Sachverhalt, soweit er mit den Methoden jener Zeit und von dem damaligen Standpunkt aus erkannt werden konnte.

Schließlich mag noch ein Irrtum Fol's berichtigt werden. Derselbe sagt (pag. 188) von der in Teilung begriffenen ersten Furchungsspindel: „Les contours du noyau (Pl. IX. Fig. 8. E. N.) restent longtemps visibles jusqu' au moment où les renflements intranucléaires (Tochter-Chromosomen) vont se grouper de part et d'autre dans le voisinage du centre de chaque aster.“ Was Fol

hier als Konturen des Kerns beschreibt, sind nur die äußersten Spindel- und Verbindungsfasern.

II. Sagitta bipunctata.

Auch die Eier der Sagitten sind bereits von O. Hertwig (30) und Fol (25) auf ihre Reifungs- und Befruchtungsvorgänge untersucht worden.

Fol hat gefunden, daß die Sagitten ihre Eier stets gegen Sonnenuntergang ablegen, was für das Studium der ersten Entwickelungserscheinungen sehr ungünstig sei. Ich selbst kann diese Angabe insoweit bestätigen, als wenigstens alle Eier, an denen ich die Reifung und Befruchtung studierte, um diese Zeit entleert worden waren. Dagegen mußte ich mehrmals erfahren, daß die Ablage beträchtlich hinausgeschoben werden kann, indem ich bis nachts 11 und 12 Uhr (im März) vergeblich darauf wartete, um dann am nächsten Vormittag bereits Blastulae vorzufinden.

Ein einziges Mal konnte ich die Eiablage direkt unter dem Mikroskop beobachten. Es wurden die Eier beider Seiten ganz gleichzeitig und sehr rasch unter lebhaften Bewegungen des Tieres ausgestoßen, wobei dieselben, um die enge Austrittsöffnung zu passieren, aus ihrer kugeligen Form in eine gestreckte Wurstform übergingen, die im Wasser allmählich zur Kugelgestalt zurückkehrte.

Zur Zeit, wo die Eier entleert werden, ist das Keimbläschen verschwunden, und es zeigt sich bei Reagentienbehandlung die erste Richtungsspindel. Auch enthält bei der Ablage jedes Ei bereits ein Spermatozoon. Fol giebt an (pag. 126), daß die Befruchtung ohne Zweifel wenige Augenblicke nach der Ablage erfolge. Dies wird jedoch dadurch widerlegt, daß man, was Fol übersehen zu haben scheint, Spermatozoën in den weiblichen Organen antrifft, und daß ich von Tieren, bei denen Samenfäden hier fehlten, stets unbefruchtete Eier erhielt. Bei diesen unbefruchtet abgelegten Eiern ist nach meinen Erfahrungen eine Befruchtung überhaupt nicht mehr möglich; wenigstens habe ich solche Eier ohne Erfolg mit lebhaft beweglichen Spermatozoën zusammengebracht. Die unbefruchteten Eier zeigen nach der Ablage gleichfalls die erste Richtungsspindel, allein zur Ausstoßung von Richtungskörpern kommt es bei ihnen nicht; dieser Prozeß ist also hier, wie auch z. B. bei Ascaris, von dem Eindringen des Samenfadens abhängig.

In dieser letzteren Hinsicht ist Fol bei der von ihm untersuchten Sagitta Gegenbauri zu einem anderen Resultat gelangt. Er giebt an (pag. 126), daß hier auch bei unbefruchteten Eiern Richtungskörper gebildet werden, daß aber dieser Prozeß sich mit äußerster Langsamkeit vollzieht und daß die Eier häufig absterben, ehe er abgelaufen ist. Es scheint also in diesem Punkt bei den verschiedenen Arten der Gattung Sagitta eine gewisse Variabilität zu bestehen, die uns veranschaulicht, wie die Einleitung der Eireifung allmählich in Abhängigkeit von der Befruchtung gerät.

a) Das Keimbläschen.

Das Keimbläschen eines völlig ausgewachsenen Eies ist in Fig. 15 (Taf. II) abgebildet. Dasselbe enthält 9 selbständige Chromatinportionen von beträchtlicher Größe, in Form von dicken Fäden, die, bald gestreckt, bald gekrümmt, wie es scheint, ohne alle Regelmäßigkeit zerstreut sind. Diese Körper besitzen eine eigentümliche Struktur. Es machte mir den Eindruck, als liege einem jeden eine achromatische Substanz zu Grunde, in welcher das Chromatin netzartig mit vorwiegend queren Zügen entwickelt ist, und als wenn dieses Gerüstwerk mit freien Fortsätzen rings über die Oberfläche emporrage, wodurch rauhe Konturen entstehen. Das Bild, das übrigens in der Lithographie viel zu regelmäßig ausgefallen ist, erinnert entschieden an eine Zeichnung, die Flemming (23, pag. 134) vom Keimbläschen des Siredon-Eies giebt.

Wahrscheinlich hat O. Hertwig (30) die vorstehend beschriebenen Chromatinkörper im Auge, wenn er von den Keimbläschen einer nicht näher bezeichneten Sagitta angiebt (pag. 188), daß dieselben „an Stelle eines einfachen großen Keimflecks eine Anzahl kleiner Nucleoli besitzen, die meist der Kernmembran anliegen“. Auch Fol hebt für seine Sagitta Gegenbauri das Fehlen des Keimfleckes hervor (pag. 123), ohne jedoch jener Körperchen zu erwähnen.

b) Die Bildung der Richtungskörper.

Wie die Chromatinkörper des Keimbläschens zu den viel kleineren und homogenen Chromosomen der ersten Richtungsspindel (Fig. 16, Taf. II) werden, habe ich nicht ermitteln können. Und doch kann wohl kein Zweifel bestehen, daß es sich in beiden Fällen um die gleichen Bildungen handelt, nicht nur, weil auch die Chromosomen der Richtungsspindeln stets in der Zahl 9 vorhanden sind, sondern auch, weil sich im Keimbläschen, abgesehen

von den beschriebenen Fäden, keinerlei chromatische Bestandteile nachweisen lassen.

Die Richtungsspindeln von Sagitta waren mir dadurch sehr interessant, daß ihr achromatischer Bestandteil mit dem der Ascariden-Eier sehr große Ähnlichkeit aufweist. Fig. 18 (Taf. II) zeigt dies von der zweiten Richtungsspindel [1]). Die „Spindel" besitzt die Form einer Tonne, die in a im Profil, in b vom Pol zu sehen ist, sie endigt nicht in Polkörperchen, sondern in breiten körnigen Platten und entbehrt jeglicher Spur von Protoplasmastrahlung. Schon O. Hertwig ist auf die eigentümliche Form und Konstitution dieser Figuren aufmerksam geworden; er sagt (pag. 189): „Wir haben hier eine modifizierte Form der Kernspindel vor uns." Seine Fig. 10 (Taf. X) kann ich allerdings nicht ganz mit den meinigen zusammenreimen; doch ist hervorzuheben, daß in derselben deutlich 9 Stäbchen zu sehen sind, also die gleiche Zahl, die auch ich stets konstatiert habe. Auch die Zeichnungen Fol's (Fig. 1 und 4, Pl. X) lassen erkennen, daß bei der von ihm untersuchten Art gleichfalls ganz scharf begrenzte Richtungsspindeln ohne Polstrahlung vorkommen.

Fig. 16 giebt das Bild einer ersten Richtungsspindel mit Äquatorialplatte bei polarer Ansicht. Man erkennt 9 stabförmige Chromosomen, welche mit ihrer Längsachse auf der Spindelachse senkrecht stehen und sämtlich eine deutliche Längsspaltung aufweisen. Diese Spaltung ist jedoch nicht diejenige, nach welcher die Chromosomen in der ersten Spindel halbiert werden, sondern es ist die bereits vorbereitete Längsspaltung der Tochterelemente, während die primäre Spaltungslinie nur bei Profilbetrachtung sichtbar wird. Die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sind also vierteilig, wie bei Ascaris meg. und Carinaria. In Fig. 17 ist eine erste Richtungsspindel mit Tochterplatten bei nahezu polarer Ansicht wiedergegeben. Die 9 Tochterelemente der äußeren Platte, welche im ersten Richtungskörper ausgestoßen werden, sind durch ihren dunkleren Ton von den 9 inneren, welche im Ei zurückbleiben, unterschieden.

Die schon erwähnte Fig. 18 bietet uns in a und b zwei verschiedene Ansichten einer zweiten Richtungsspindel. Das Flächen-

1) Fig. 18a entspricht etwa einem Stadium, wie es in meiner Arbeit über die Reifung des Ascariden-Eies (12) in Fig. 35 (Taf. II) wiedergegeben ist, und stimmt auch insofern mit dem dort konstatierten Verhalten überein, als die innere Spindelhälfte kürzer, dichter und weniger deutlich gefasert ist als die äußere.

bild der Äquatorialplatte (b) läßt erkennen, wie die beiden Hälften eines jeden der 9 Chromosomen bald im mittleren Bereich, bald an den Enden weit auseinandergewichen sind, so daß nur an einem oder 2 Punkten noch ein zum Teil chromatischer Zusammenhang besteht. Diese eigentümlichen Formen scheinen jedoch nicht konstant zu sein. Ehe die vollständige Trennung der Schwesterfäden eintritt, werden die Elemente genau so, wie ich es für Ascaris meg. ausführlich beschrieben habe, um 90° gedreht, so daß von einem jeden das eine Tochterstäbchen dem äußeren, das andere dem inneren Pol zugekehrt wird. Schließlich werden 9 einfache Stäbchen im zweiten Richtungskörper ausgestoßen, die 9 anderen bleiben im Ei, um den Eikern zu bilden.

c) Ei- und Spermakern bis zur Entstehung der ersten Furchungsspindel.

Bis zu dem Stadium, wo die beiden Geschlechtskerne sich im Centrum des Eies aneinanderlegen, habe ich die Schicksale derselben nur an lebenden Eiern verfolgt und kann der Darstellung von O. Hertwig und Fol nichts Neues hinzufügen. O. Hertwig beschreibt und zeichnet auf einem Stadium, wo Ei- und Spermakern noch beträchtlich voneinander entfernt sind, auch am Eikern eine mächtige Strahlung. Fol dagegen hat eine solche nur am Spermakern gesehen, und ich selbst muß seine Angabe bestätigen; ich konnte am Eikern keine Spur von radiärer Anordnung des Protoplasmas wahrnehmen, obgleich dieselbe am Spermakern stets aufs schönste zu erkennen war. Ich glaube deshalb die Angabe von O. Hertwig so erklären zu müssen, daß in dem von ihm gezeichneten Fall 2 Spermatozoën eingedrungen waren, und daß sich der eine Spermakern mit seiner Strahlung bereits an den Eikern angelegt hatte.

Während Fol (pag. 200) von einer Verschmelzung der beiden Vorkerne zu einem einzigen Kern spricht, geht aus der Beschreibung, die O. Hertwig (pag. 190) von dem Verhalten der in Kontakt getretenen Geschlechtskerne giebt, hervor, daß dieselben nicht verschmelzen. Er sagt: „Dann verschwinden beide Kerne, und es bildet sich eine Doppelstrahlung aus, in welcher Essigsäure eine Spindel zum Vorschein bringt.“ Der Nachdruck ist auf das Wort „beide“ zu legen, aus welchem nach unseren jetzigen Kenntnissen ohne weiteres folgt, daß eine Vereinigung zu einem ruhenden ersten Furchungskern nicht eintritt. Denn ein

Kern verschwindet nur dann, wenn, nach Umbildung des Gerüstes zu den kompakten Chromosomen, die Vakuole aufgelöst wird.

Daß diese Interpretation richtig ist, stellen meine eigenen Beobachtungen außer Zweifel: Sagitta verhält sich wie Ascaris meg. und die im ersten Abschnitt beschriebenen Mollusken.

Noch bevor Ei- und Spermakern einander berühren, läßt sich schon am lebenden Objekt mit Sicherheit feststellen, daß in jedem Kern das chromatische Gerüst sich zu einer Anzahl glattrandiger Fäden kontrahiert. Aus der Deutlichkeit, mit der ich dies trotz des schlechten Lampenlichts erkennen konnte, kann ich schließen, daß das Ei von Sagitta für das Studium der Bildung und Bewegung der Chromosomen im lebenden Zustand ein ganz vorzügliches Objekt sein muß.

Das früheste Stadium, das ich an einem Essigkarmin-Präparat untersucht habe, ist in Fig. 19 gezeichnet. Hier läßt sich eine Zählung der Chromosomen ausführen: es sind in jedem Kern 9 noch ziemlich lange und dünne Fädchen vorhanden. In dem links gelegenen Kern sind dieselben mit einer gewissen Regelmäßigkeit gruppiert, so daß dieser wahrscheinlich als der Eikern anzusprechen ist; ich habe versäumt, dies durch Bestimmung der Lagerung der Kerne zu den Richtungskörpern sicherzustellen.

Bezüglich der neun Chromosomen im Spermakern habe ich einer Angabe von Bolles Lee (10) zu gedenken, der die Spermatogenese von Sagitta bipunctata studiert hat. Dieser Forscher giebt an (pag. 115), daß die karyokinetischen Figuren in den Spermatocyten dieses Wurms acht chromatische Elemente enthalten, und zeichnet diese Zahl in seiner Fig. 11. Dagegen finde ich in den Spermatocyten seiner bei schwächerer Vergrößerung entworfenen Fig. 5 (gleichfalls von S. bipunctata) mehrfach aufs deutlichste neun Chromosomen gezeichnet, so daß ich die Vermutung zu äußern wage, es sei in den Zeichnungen mit 8 Elementen eines davon übersehen worden.

Fig. 23 zeigt die beiden Geschlechtskerne auf einem etwas späteren Stadium, wo die Chromosomen bereits ihre definitive Form angenommen haben; auch hier lassen sich in jedem Kern neun Fädchen zählen.

Unmittelbar vor der Auflösung der beiden Kernbläschen kommt es, wie oben bei Pterotrachea beschrieben wurde, zu einer beträchtlichen Schrumpfung derselben, wobei sich die Kerne meist wieder ein wenig voneinander entfernen. Durch diese Schrumpfung werden die 9 Elemente eines jeden Kerns sehr dicht zusammengelagert, wie es in Fig. 20 und 21 zu sehen ist.

Auf diesen Zustand folgt dann rasch die Anordnung der Chromosomen zur Äquatorialplatte (Fig. 22), in der man 18 Schleifen zählt. Die Sonderung in 2 Gruppen ist verschwunden; männliche und weibliche Chromosomen sind in keiner Weise voneinander zu unterscheiden.

Von den achromatischen Strukturen gaben meine Präparate nur verschwommene Bilder. Immerhin ließen dieselben 2 Punkte von Bedeutung feststellen: einmal, daß das Centrum der Spermastrahlung neben dem Spermakern liegt, sodann, daß die beiden Pole des Amphiasters aus dem Centrum der Spermastrahlung durch Teilung unter Vermittelung einer Hantelfigur hervorgehen. In der Regel erfolgt diese Teilung so, daß die Verbindungslinie der beiden Strahlencentra auf der der Kernmittelpunkte senkrecht steht (Fig. 19 und 20); doch giebt es auch, wie Fig. 21 lehrt, Ausnahmen von dieser Regel.

III. Cionia intestinalis.

Die Ergebnisse, die ich an diesem Objekt erlangt habe, sind recht unvollständig. Die Ascidien-Eier, soweit ich dieselben geprüft habe, sind infolge ihrer nicht unbeträchtlichen Größe und damit verbundenen Undurchsichtigkeit, der Kleinheit der Kerne, speziell der außerordentlichen Kleinheit und geringen Färbbarkeit der Chromosomen, endlich wegen der rings aufgelagerten Testazellen für eine Untersuchung in toto äußerst ungünstig. So gelang es mir durchaus nicht, an den Eiern von Cionia mittelst der Essigkarmin-Methode Richtungsspindeln zu Gesicht zu bekommen, obwohl ich sicherlich die nötigen Stadien vom Schwund des Keimbläschens bis zur Befruchtung vor mir gehabt habe. Ich beabsichtigte deshalb, die Vorgänge der Eireifung an Schnittpräparaten zu untersuchen, und legte zu diesem Zweck Eier in Pikrinessigsäure ein. Leider sind mir diese auf dem Transport zu Grunde gegangen.

Um diese Lücke einigermaßen auszufüllen, berichte ich hier über eine gelegentliche Beobachtung von Richtungsspindeln bei Ascidia mentula. Ich vermag nicht anzugeben, ob es sich um die erste oder zweite Spindel handelt, doch ist mir das erstere wahrscheinlicher. Bei der Betrachtung der Figur vom Pol konnte ich mehrmals mit Sicherheit neun Chromosomen zählen (Fig. 32); bei der Profilbetrachtung zeigten sich dieselben als querteilige

Stäbchen (Fig. 31). Es ist bemerkenswert, daß diese Richtungsspindeln keine Spur von Polstrahlung erkennen lassen, während ja bei der Furchung der Ascidien-Eier äußerst mächtige Strahlensysteme zur Beobachtung kommen. Es ist dies neben den Ascariden und Sagitta jetzt der dritte Fall, wo zwischen Richtungsspindeln und Furchungsspindeln dieser auffallende Unterschied nachgewiesen werden konnte, der gewiß bedeutungsvoll ist [1]), wenn wir auch andere Fälle kennen, bei denen er nicht besteht. Außerdem ist die, wie bei Sagitta, mit voller Sicherheit nachweisbare ungerade Zahl der Chromosomen von Interesse.

Was nun Cionia intestinalis selbst betrifft, so ist das früheste Stadium, welches ich gesehen habe, jenes in Fig. 24 dargestellte, wo man den Spermakern nahe unter der Eioberfläche wahrnimmt, und neben ihm eine bereits mächtige Strahlensonne. Die Radien sind um eine kugelige Ansammlung anscheinend homogener Substanz von beträchtlicher Größe gruppiert. Der Spermakern liegt nicht in diesem homogenen Centrum, sondern zwischen den Radien. Er ist aus dem kompakten Zustand des Spermatozoonkopfes in einen netzig-körnigen übergegangen, ohne seine Form wesentlich verändert zu haben. An seinem einen Ende ist er zugespitzt und kehrt diese Spitze gegen das Strahlencentrum. Bei seiner Kleinheit und geringen Färbbarkeit kann der Kern auf diesem Stadium leicht übersehen werden.

In Eiern mit dem eben geschilderten Entwickelungszustand des Spermakerns den Eikern nachzuweisen, gelang mir nicht. Ich berichte dies, ohne es im geringsten auffallend zu finden. Wenn man nämlich berücksichtigt, daß im weiteren Verlauf des Befruchtungsvorgangs Ei- und Spermakern stets genau in gleicher Größe und gleicher Entwickelungsphase angetroffen werden, so muß man, nach unseren sonstigen Erfahrungen, annehmen, daß der Eikern sich auch auf dem in Rede stehenden Stadium in Größe und Färbbarkeit kaum vom Spermakern unterscheidet; und es ist einleuchtend, daß er unter solchen Umständen in dem im Vergleich zu seiner Größe riesigen und ziemlich undurchsichtigen Eikörper, überdies ohne Anhaltspunkt für seine Lage, kaum aufgefunden werden kann. Sobald der Spermakern als helles Bläschen

1) Vergl. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies.

erscheint, wird auch, in ganz gleicher Gestalt, der Eikern sichtbar (Fig. 26—29). Welches der Ei-, welches der Spermakern sei, läßt sich dann nicht mehr angeben.

Es ist zweckmäßig, mit der Beschreibung der Kerne zugleich die der achromatischen Teilungsfigur zu verbinden. Von der in Fig. 24 gezeichneten oberflächlichen Lage rückt die Strahlensonne allmählich gegen das Centrum des Eies, wobei sich sowohl die centrale Ansammlung homogener Substanz vergrößert, als auch die Radien immer mehr an Ausdehnung gewinnen (Fig. 26). Mit dieser Strahlenfigur sieht man nun auf diesem Stadium 2 Kerne verbunden, welche meist da ihre Lage haben, wo die Radien aus der homogenen Centralkugel entspringen, stets aber zwischen den ersteren gelagert, niemals in dem homogenen Centrum selbst. Die Lage der beiden Kerne zu einander ist variabel; gewöhnlich fand ich dieselben an gegenüberliegenden Seiten der Strahlenkugel (Fig. 26), nicht selten aber auch an einer und derselben Seite, wo sie dann bis zur Berührung genähert sein können und unter Umständen auch miteinander verschmelzen.

Es scheint mir, daß diese Verschiedenheit in der gegenseitigen Lage der Kerne darin ihren Grund hat, daß der Spermakern gewöhnlich zwar so zu seinem Strahlensystem gelagert ist, daß er demselben bei der Wanderung von der Eiperipherie gegen das Centrum nachfolgt (Fig. 24), daß er bei dieser Bewegung aber auch seiner Strahlensonne vorausgehen kann. Nimmt man nun an, wovon ich freilich nichts gesehen habe, daß der Eikern im Centrum des Eies liege oder hier wenigstes vor der Strahlensonne anlange, so würde in der Mehrzahl der Fälle die Strahlenkugel mit ihrer dem Spermakern abgewandten Seite auf den Eikern treffen, während in jenen selteneren Fällen die beiden Kerne direkt gegeneinander geführt würden.

Betrachten wir im Folgenden zunächst das nach meinen Erfahrungen häufigere Vorkommen mit entgegengesetzter Lage der Kerne, so zeigt sich zu jener Zeit, wo die Kerne, im Ruhezustand, ihre volle Größe erreicht haben, eine Streckung der Strahlensonne, welche zu deren Teilung führt. In Fig. 27 erblicken wir den centralen homogenen Teil in Form einer mächtigen Hantel, um welche die Radien in entsprechender Weise gruppiert sind. Die beiden Kerne liegen, dem Mittelstück der Hantel dicht angeschmiegt, an entgegengesetzten Seiten derselben. Sie scheinen sich in einem frühen Knäuelstadium zu befinden. Die regelmäßige Lagerung der Kerne zu dem Strahlensystem, derart, daß die Verbindungslinie

der ersteren auf der Längsachse der Hantel senkrecht steht, ist nicht konstant.

In Fig. 28 sieht man die Hantel zu zwei ellipsoiden Hälften durchgeschnürt als Centren zweier Radiensysteme, die sich in beträchtlicher Ausdehnung berühren. Die Kerne liegen ebenso wie in Fig. 27. In einem jeden ist die chromatische Substanz zu einer Anzahl sehr kleiner Körner oder kurzer Stäbchen kontrahiert.

In dem Ei der Fig. 29 endlich sind die Kernbläschen aufgelöst, und die frei zwischen den Radien liegenden Chromosomen zeigen nur durch ihre Sonderung in 2 Gruppen noch ihren Ursprung aus zwei Kernen an.

Liegen die beiden Kerne auf einer Seite des Strahlensystems, so gelangen sie meist zu sehr inniger Berührung oder auch zu vollständiger Verschmelzung. Die letztere scheint jedoch nur dann einzutreten, wenn die Kerne vor der Erreichung des vollen Ruhestadiums miteinander in Berührung kommen. In Fig. 25 sind zwei in Kontakt getretene Geschlechtskerne gezeichnet, in denen bereits fadenförmige Chromosomen von großer Zartheit erkennbar sind; ein späteres Stadium mit kurzen stabförmigen Chromosomen zeigt Fig. 30.

Was die Zahl dieser Körperchen anbelangt, so kann ich sichere Angaben hierüber nicht machen. Die Elemente sind so klein und so schwer zu färben, daß die Zählung auf sehr große Schwierigkeiten stößt. In einigen recht günstigen Fällen konnte ich in jedem Kern mit ziemlicher Bestimmtheit 9 Chromosomen zählen; dementsprechend ergab mir eine Zählung der Elemente einer Tochterplatte der ersten Furchungsspindel die Zahl 18. Ich bemerke ausdrücklich, daß diese Angaben auf Genauigkeit keinen Anspruch machen können, möchte jedoch der Überzeugung Ausdruck geben, daß, falls die Zahl der Chromosomen auch eine andere sein sollte, doch wenigstens in beiden Kernen die gleiche Zahl von Elementen vorhanden sei. Die stets vollkommen gleiche Größe der beiden Kerne, ihr völlig gleiches Verhalten gegenüber Farbstoffen in allen Stadien, die Zählungen, welche eine wenigstens annähernd gleiche Zahl von Chromosomen sicher feststellen lassen, diese Momente machen es gewiß nahezu unzweifelhaft, daß das in anderen Eiern nachgewiesene Zahlengesetz für Cionia gleichfalls Geltung hat.

IV. Tiara sp.?

Von dieser Meduse — die Spezies konnte nicht bestimmt werden und ist vielleicht neu — standen mir nur ein einziges Mal

etwa 30 Eier zur Verfügung. Gleichwohl gelang es mir, die Hauptpunkte, auf die es mir in dieser Arbeit ankommt, klarzustellen.

a) Die Bildung der Richtungskörper.

Die jüngsten Eier, welche ich abgetötet habe, zeigten die erste Richtungsspindel mit fast vollkommen ausgebildeter Äquatorialplatte. Die Chromosomen besitzen die Form von nahezu kubischen Körnern mit abgerundeten Ecken und Kanten und lassen die bereits bei Würmern und Mollusken konstatierte, für die erste Richtungsspindel so charakteristische Vierteiligkeit erkennen. Wie dort tritt diese Zusammensetzung eines jeden Chromosomas aus vier parallelen Stäbchen jedoch nur bei Profilbetrachtung hervor (Fig. 34), während bei polarer Ansicht (Fig. 33) nur eine Zweiteilung sichtbar ist. Wie es in der letztgenannten Figur gezeichnet ist, so fand ich die Chromosomen stets in einer annähernd kreisförmigen Kurve in einfacher Reihe gruppiert; sie bilden einen Ring, welcher die achromatische Spindel in der Äquatorialebene umgreift. Ihre Zahl konnte ich in 3 Eiern mit Sicherheit auf vierzehn bestimmen.

Die Teilung der Chromosomen und die Bildung des ersten Richtungskörpers vollzieht sich in der bekannten Weise. Die zweite Richtungsspindel stimmt vollkommen mit der ersten überein, nur daß sie anstatt der 14 vierteiligen Chromosomen die gleiche Zahl zweiteiliger enthält, von denen je die eine Hälfte im Ei zurückbleibt, um den Eikern zu bilden.

b) Ei- und Spermakern, der erste Furchungskern und dessen Teilung.

In allen Eiern, welche ich während der Richtungskörperbildung abtötete, war ein Spermakern nicht nachzuweisen; ich fand denselben zuerst in Eiern mit vollkommen ausgebildetem, ruhendem Eikern als eine homogene oder schwach körnige, intensiv färbbare Kugel, die von einem schmalen hellen Hof umgeben ist. Eine Spermastrahlung konnte ich nicht erkennen. In dem beschriebenen Zustand nähert sich der Spermakern dem Eikern und verschmilzt mit diesem, indem der helle Hof des Spermakerns mit der Vakuole des Eikerns zusammenfließt. So werden jetzt das weibliche Chromatingerüst und die männliche Chromatinkugel von einem gemeinsamen Kernbläschen umschlossen (Fig. 35).

Während die Kugel allmählich aufquillt und dabei immer deutlicher ein körniges Gefüge zu gewinnen scheint, beginnt die

Kontraktion des chromatischen Gerüsts des Eikerns zu den einzelnen Chromosomen. So sehen wir in Fig. 36 bereits vierzehn fadenförmige Elemente gebildet, die ausschließlich aus der mütterlichen Kernsubstanz hervorgegangen sind; denn die Chromatinkugel des Spermatozoons ist noch völlig intakt. Auf etwas späteren Stadien, die hinsichtlich der weiblichen Chromosomen kaum einen Fortschritt wahrnehmen lassen (Fig. 37), finden wir die Spermakugel noch stärker aufgequollen, und nun zeigt sich, daß dieselbe aus einem Gewirr dicht zusammengeknäuelter Chromatinfäden besteht, die bei der ursprünglich noch engeren Aneinanderlagerung den oben erwähnten Eindruck einer körnigen Struktur hervorriefen. Es läßt sich nicht entscheiden, ob auf dem Stadium der Fig. 37 ein einziger Faden oder mehrere, den weiblichen Chromosomen entsprechende Segmente vorhanden sind; dagegen stimmt die Dicke der erkennbaren Fadenabschnitte mit der der weiblichen Elemente, deren Zahl auch in diesem Kern vierzehn beträgt, überein.

In der Folge wird der männliche Chromatinfadenknäuel immer lockerer und undeutlicher. Es rührt dies daher, daß sich successive einzelne Fäden von demselben loslösen, die nun von den weiblichen nicht mehr unterschieden werden können. Ein solches Bild ist in Fig. 38 gezeichnet, wo nur noch eine aus wenigen Fädchen zusammengesetzte dichtere Partie sich als letzter Rest der männlichen Chromatinkugel zu erkennen giebt, während im übrigen etwa zwanzig gleichartige Chromosomen in der Vakuole gezählt werden können.

Hier haben wir also einen Fall wirklicher Kernverschmelzung vor uns, und zwar den durch O. Hertwig's denkwürdige Untersuchungen zuerst bekannt gewordenen, wo ein großer bläschenförmiger Eikern sich mit einem kleinen kompakten Spermakern verbindet. Allein obgleich hier die väterliche und mütterliche Chromatinsubstanz in einem gemeinschaftlichen Kernbläschen vereinigt sind, läßt sich doch mit Sicherheit feststellen, daß eine Vermischung zwischen beiden nicht eintritt, sondern daß von den sich bildenden, für die erste Furchungsspindel bestimmten Chromosomen die einen rein männlich sind, die anderen rein weiblich, gerade wie in jenen Fällen, wo eine Vereinigung der beiden Kernbläschen überhaupt nicht zustande kommt.

Die Möglichkeit, diesen Nachweis zu führen, beruht darauf, daß die männlichen Elemente durch ihre Zusammenballung zu einem kugeligen Knäuel so lange als solche kenntlich sind, bis sich

das weibliche Kerngerüst zu den fadenförmigen Chromosomen kontrahiert hat, bis zu einem Zeitpunkt also, wo eine Vermischung der Kernsubstanzen nicht mehr möglich ist oder wenigstens, wenn dieselbe doch eintreten sollte, der Beobachtung nicht entgehen könnte.

Wie viele Chromosomen aus dem Spermakern hervorgehen, konnte ich direkt nicht bestimmen; auch in dem spätesten Stadium des ersten Furchungskerns, welches ich gesehen habe, war ein Rest dicht zusammengelagerter Fäden vorhanden, deren Zahl nicht ermittelt werden konnte. Auch in der Äquatorialplatte der ersten Furchungsspindel war mir eine Zahlenbestimmung nicht möglich. Die Chromosomen, kurz fadenförmig oder stäbchenförmig, vereitelten durch ihre dichte Häufung jeden Versuch, eine Zählung auch nur mit annähernder Richtigkeit vorzunehmen. Möglich auch, daß in den wenigen Eiern, die ich von diesem Stadium abgetötet habe, nicht der Moment der fertigen Äquatorialplatte getroffen war, welcher die Schleifen stets am günstigsten gelagert zeigt. Besser glückte es mir mit der Zählung der Tochterchromosomen. In Fig. 39a, b sind zwei zusammengehörige Tochterplatten, die einen bereits beträchtlichen Abstand voneinander erreicht hatten, bei polarer Ansicht gezeichnet. Die Chromosomen erscheinen bei dieser Betrachtung als einfache oder doppelte Körner, besitzen aber die Form kurzer Fädchen, von denen entweder der eine Endpunkt oder ein mittlerer Punkt dem Pol zugekehrt ist, während der übrige Teil als einfacher oder doppelter Strang gegen den Äquator gerichtet ist.

Um die Zählung auszuführen, verfuhr ich hier wie auch sonst in schwierigen Fällen so, daß ich die Chromosomen mit dem Prisma zeichnete und mich, wo ein Zweifel bestehen konnte, ob eine Portion als ein oder zwei Elemente zu rechnen sei, sofort darüber schlüssig machte, wie ich es halten wollte. Dann erst, nachdem alle Stücke gezeichnet waren, nahm ich an der Zeichnung die Zählung vor. So ergab sich in dem vorliegenden, verhältnismäßig klaren Fall für die eine Platte die Zahl 28, für die andere die Zahl 29, von denen wohl die erstere die richtige ist. Da von den Chromosomen einer jeden Tochterplatte 14 mit Bestimmtheit als weiblich angesprochen werden dürfen, so müssen die 14 übrigen dem Spermakern entstammen; es liefern also auch hier Vater und Mutter die gleiche Zahl von Chromosomen.

V. Echinus microtuberculatus.

Von den Seeigeleiern, welche ihrer vielen günstigen Eigenschaften wegen seit O. Hertwig ein besonders bevorzugtes Objekt für das Studium der Befruchtungserscheinungen gewesen sind, benutzte ich für meine Untersuchungen die des Echinus microtuberculatus, da diese Art unter den drei im Golf von Neapel gewöhnlichen durch die geringste Zahl von Kernelementen ausgezeichnet ist, ein Umstand, der bei der Schwierigkeit, diese bei den Echinodermen sehr kleinen, in einen dichten, sich stark färbenden Protoplasmakörper eingelagerten Körperchen zu zählen, sehr ins Gewicht fällt.

Die Leichtigkeit, mit der man sich die Geschlechtsprodukte der Seeigel in unbegrenzten Mengen verschaffen kann, und die Möglichkeit, mit denselben zu experimentieren, bringen es mit sich, daß ich denselben eine besondere Aufmerksamkeit widmete und dadurch in den Stand gesetzt wurde, gerade an diesen für das Studium des Chromatins ziemlich ungünstigen Eiern das Verhalten dieser Substanz bei der Befruchtung auf verschiedenen Wegen zu erforschen.

Zunächst beschäftigte ich mich mit der Zählung der Chromosomen in den normalen karyokinetischen Figuren, also in den Richtungsspindeln und in der ersten Furchungsspindel.

Unter den Eiern, welche beim Anschneiden der Ovarien ausfließen, finden sich stets in größerer oder geringerer Zahl solche mit noch intaktem Keimbläschen und andere, die in der Bildung der Richtungskörper begriffen sind.

Mit dem Bau, welchen das Keimbläschen in den verschiedenen Stadien seines Bestehens aufweist, habe ich mich nicht näher beschäftigt; ich achtete speziell nur auf solche Fälle, wo bereits die für die erste Richtungsspindel bestimmten selbständigen Chromatinkörper gebildet sind. Ein solches Stadium ist in Fig. 40 gezeichnet. Die Membran des Keimbläschens enthält außer einem dichten körnigen Gerüst und einem großen achromatischen Nucleolus neun selbständige chromatische Körner, von denen drei dem Nucleolus anliegen, während die übrigen sechs anscheinend regellos zerstreut sind.

Diesen neun Chromosomen begegnen wir auf späteren Stadien in der ersten Richtungsspindel, wie Fig. 41 lehrt, welche eine in Bildung begriffene erste Spindel, in der Richtung der Achse ge-

sehen, darstellt. Die Chromosomen erscheinen, wie im Keimbläschen, als längliche Körner oder kurze Stäbchen, die, wie ich nach einigen Bildern annehmen muß, eine quere Teilung erleiden. Neun Tochterelemente werden im ersten Richtungskörper abgetrennt, die neun anderen treten in die zweite Spindel ein. Dieser Moment ist in dem Präparat der Fig. 42 fixiert. Es verdient hervorgehoben zu werden, daß man auch hier, wie bei Pterotrachea (siehe oben), verfolgen kann, daß sich die zweite Spindel nicht einfach dadurch ergänzt, daß an der Anheftungsstelle des ersten Richtungskörpers ein neuer Pol auftritt, sondern daß auch hier die beiden Spindelpole aus dem einfachen im Ei zurückgebliebenen durch Teilung entstehen. Auch in der zweiten Richtungsspindel kommt es zu einer Teilung der einzelnen Elemente, und so baut sich der Eikern aus neun Chromosomen auf.

Die Zahl der Chromosomen in der ersten Furchungsspindel beträgt achtzehn (Fig. 43 und 44). Die Zählung ist nicht leicht, da die Fädchen von sehr verschiedener Länge und so dicht gelagert sind, daß man nicht selten in Verlegenheit kommt, ob man ein Stück als ein oder zwei Elemente zu rechnen hat. Um klare Bilder zu erhalten, ist es durchaus notwendig, daß man genau den Moment der „Äquatorialplatte“ fixiert, wo die Chromosomen, nahezu in einer Ebene ausgebreitet, ohne Kreuzung nebeneinander liegen (Fig. 43 und 44). In solchen Eiern konnte ich die Zahl achtzehn mehrfach mit Sicherheit feststellen.

Wir begegnen hier also, ohne daß wir noch etwas über die Vorgänge im ersten Furchungskern erfahren haben, dem gleichen Zahlengesetz, wie in jenen Fällen, wo eine Kernverschmelzung nicht eintritt: daß nämlich in der ersten Furchungsspindel doppelt so viele Chromosomen vorhanden sind als in jeder Richtungsspindel. Und wenn wir den Grund dieser Erscheinung in jenen Fällen darin erkannten, daß der Eikern so viele Elemente aus sich hervorgehen läßt, als in der zweiten Richtungsspindel enthalten waren, während eine gleiche Zahl vom Spermakern stammt, so dürfen wir, hierauf uns gründend, schon jetzt mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, daß auch bei Echinus microtuberculatus von den 18 Elementen der ersten Furchungsspindel 9 vom Vater stammen, 9 von der Mutter.

Um diese Vermutung sicherer zu begründen, war nun eine Möglichkeit gegeben dadurch, daß man, wie die Brüder Hertwig (32) gelehrt haben, sowohl den Eikern als auch den Spermakern

veranlassen kann, sich allein zu teilen, und somit in der Lage ist, zu bestimmen, wie viele Kernelemente jeder für sich allein liefert.

Der einfachste Modus, um die Chromosomen eines Spermakerns allein zu erhalten, ist die Erzeugung der Polyspermie, sofern hier von den in mehrfacher Zahl eingedrungenen Spermaköpfen der eine oder der andere nicht mit dem Eikern verschmilzt, sondern sich selbständig zu einer Teilungsfigur entwickelt. Ein gleiches Resultat erzielt man, wie die Brüder Hertwig nachgewiesen haben, wenn man ein kernloses Eifragment befruchtet, und dieses Verfahren wendete ich an, weil in einem kleinen Protoplasmakörper die Zählung der Chromosomen leichter ist. Ich habe solche Bruchstücke mit „Spermaspindeln“ in großer Zahl studiert (Fig. 49 [1]) u. 52) und konnte die Zahl der vorhandenen Chromosomen stets auf neun bestimmen.

Den Eikern zu einer selbständigen Entwickelung anzuregen, kann man (O. u. R. Hertwig, 32) durch eine bestimmte Behandlung der Eier mit Chinin oder Chloral erreichen. Dieses Experiment habe ich nicht angestellt, da es mir auf andere Weise gelang, den Eikern allein zu einer ganz regulären Teilung zu bringen. Es handelt sich um jene Fälle, die ich unter dem Titel: „Über partielle Befruchtung“ (14) bereits beschrieben habe, wo sich die Strahlung des ins Ei eingedrungenen Samenfadenkopfes vom Spermakern löst, allein gegen den Eikern wandert und diesen zur Teilung veranlaßt, wogegen der Spermakern meist ungeteilt in eine der beiden Furchungskugeln übergeht, wo sein Schicksal dann ein verschiedenes sein kann. Ich habe in Fig. 53 a ein Ei dieses abnormen Entwickelungsganges gezeichnet, in welchem die Elemente des Eikerns in eine typische erste Furchungsspindel eingelagert sind, während der Spermakern abseits liegt. Die Äquatorialplatte der Spindel ist in Fig. 53 b bei polarer Ansicht stärker vergrößert dargestellt. Die Zahl der Chromosomen beträgt, wie auch in allen übrigen Präparaten dieser Art, neun.

Es ergiebt sich also, daß Ei- und Spermakern, falls sie zu selbständiger Entwickelung gezwungen werden, beide die gleiche Zahl

---

1) Fig. 49 ist interessant wegen der Lagebeziehung der Chromosomen zu den beiden aus dem Spermastrahlencentrum entstandenen Polen. Das Bild entspricht fast genau dem in meinen Zellenstudien (H. 2) in Fig. 63, Taf. III abgebildeten Präparat von Ascaris meg. und ist für die Auffassung der karyokinetischen Figur in ihrem Verhältnis zum Kern von grofser Bedeutung.

von Chromosomen liefern, und zwar jeder halb so viele, als in einer normalen ersten Furchungsspindel enthalten sind, der Eikern zugleich die nämliche Zahl, welche in den Richtungsspindeln konstatiert werden konnte.

Dazu kommt nun noch, daß auch im Ei von Echinus microtuberculatus diese hier abnorme selbständige Entwickelung der beiden getrennten Geschlechtskerne doch unter Umständen zur Bildung einer ganz normalen ersten Furchungsspindel und weiterhin ohne Zweifel zu einer normalen Entwickelung führen kann. Bekanntlich haben O. und R. Hertwig aus ihren Versuchen am Seeigelei den Schluß gezogen, daß, um das Ei entwickelungsfähig zu machen, eine wirkliche Verschmelzung, eine „Durchdringung" der beiden Kerne erfolgen müsse, indem die durch die Wirkung gewisser Agentien verursachte selbständige Umwandlung der Kerne stets pathologische Erscheinungen im Gefolge hatte. Es scheint mir jedoch, daß die Experimente, welche dieser Folgerung zu Grunde liegen, auch anders gedeutet werden können. Ich glaube, daß durch die Prozeduren, denen die Eier bei den in Rede stehenden Hertwig'schen Versuchen unterworfen werden, nicht allein eine selbständige, sondern zugleich eine krankhafte Entwickelung der beiden Kerne, bezw. anderer Zellbestandteile hervorgerufen wird, und daß aus diesem letzteren Grund eine normale Entwickelung unterbleibt. Nicht die selbständige Entwickelung der beiden Kerne ist der Grund für die Entstehung der eigenartigen pathologischen „Ordensternfiguren", sondern diese pathologischen Figuren sind direkt durch die krankmachende Wirkung des Chinins oder Chlorals bedingt. Wie gesagt, konnte ich Fälle beobachten, in denen sich die Aquatorialplatte der ersten Furchungsspindel aus den Chromosomen zweier nicht zur Verschmelzung gelangter Geschlechtskerne aufbaut, wie es bei Ascaris, Sagitta, Pterotrachea etc. die Regel ist. Ein solches Präparat ist in Fig. 54 wiedergegeben; das Ei gehört zu der Serie der „partiellen Befruchtung". Wie ich in meiner Mitteilung über diesen Gegenstand (14) auseinandergesetzt habe, beruht die abnorme Entwickelung dieser Eier offenbar auf einer Lähmung des Spermakerns, die in sehr verschiedenem Grade ausgebildet sein kann. Während dieselbe unter Umständen so intensiv ist, daß der Kern erst im Zwei-, Vier- oder Achtzellenstadium in die karyokinetische Figur einer Furchungszelle einbezogen wird, macht sich in anderen Fällen nur eine Verzögerung in der zentripetalen Wanderung des Spermakerns bemerkbar, welche es mit sich bringt,

daß bereits die Bildung der für die erste Furchungsspindel bestimmten Schleifen beginnt, ehe die beiden Geschlechtskerne in Berührung getreten sind. So sehen wir in Fig. 54 zwischen den beiden Spindelpolen links den großen Eikern mit seinen neun Chromosomen, rechts den kleinen, schon in Auflösung begriffenen Spermakern, dessen Schleifen wegen ihrer dichten Häufung nicht gezählt werden können. Ein etwas späteres Stadium ist in Fig. 55 gezeichnet; hier zeigen sich an Stelle der beiden Kernbläschen zwei Gruppen von Chromatinfäden: ein Bild, welches vollständig mit dem in Fig. 11 (Taf. I) von Pterotrachea und dem in Fig. 20 (Taf. II) von Sagitta wiedergegebenen übereinstimmt. Ich bemerke, daß ich dieses letztere Präparat unter Eiern gefunden habe, die unter völlig normalen Verhältnissen besamt worden waren, und daß ich bei Durchmusterung verschiedener normaler Serien stets in einem allerdings sehr geringen Prozentsatz von Eiern das durch Fig. 54 und 55 repräsentierte Verhalten der chromatischen Kernsubstanz konstatieren konnte. Wie bei Ascaris megalocephala die Verschmelzung der Geschlechtskerne, so kommt bei Echinus microtuberculatus die selbständige Umwandlung derselben als Ausnahme vor, ohne daß hier wie dort zwischen diesen beiden Modalitäten ein prinzipieller Unterschied gesucht werden dürfte.

Denn wenn auch die Schicksale der chromatischen Substanz im ersten Furchungskern des Seeigeleies nicht in allen Fällen klargestellt werden können, lassen sich doch unter Umständen auch hier männlicher und weiblicher Anteil dauernd auseinander halten. In Eiern nämlich aus Individuen, die ich einige Tage im Aquarium gehalten hatte, und die, wie das Fehlen der Polyspermie und die völlig reguläre Entwickelung lehrten, in keinem irgend erheblichen Grad geschädigt sein konnten, war doch eine Verschiebung der normalen Entwickelungsbedingungen insofern eingetreten, als hier, genau so, wie ich es oben von Tiara beschrieben habe, die weibliche Kernsubstanz sich bereits zu einzelnen Schleifen kontrahierte, ehe noch das männliche Chromatin aus der Zusammenhäufung zu einem kugeligen Körper sich gelöst hatte. Solche Fälle, die ich in den größten Mengen beobachtet habe, sind in den Figuren 46—48 dargestellt. Die Bilder stimmen so vollkommen mit denen von Tiara (Fig. 36—38) überein, daß ich auf eine nähere Beschreibung verzichte und nur hervorhebe, daß man in den beiden ersteren Figuren, wo die Chromosomen des Spermakerns noch dicht zusammengeballt sind, die weiblichen Schleifen auf neun bestimmen kann, wogegen in dem Präparat der Fig. 48 eine Zahlenbestimmung nicht möglich ist.

Leider hatte ich nach diesen Erfahrungen nicht mehr die Zeit, um auch noch einmal an den Eiern frisch gefangener Weibchen die Vorgänge im ersten Furchungskern eingehend zu prüfen. Es scheint mir, daß sich auch in diesen Fällen ein Selbständigbleiben des väterlichen und mütterlichen Chromatins müsse verfolgen lassen. Die Angaben von FLEMMING (22), die genauesten, die wir über diesen Gegenstand besitzen, dürften eher für als gegen diese Annahme sprechen; so heißt es bei diesem Forscher (pag. 20): „Nach den Bildern, die nun (d. h. auf die Kernverschmelzung) folgen, läßt sich annehmen, daß die chromatische Substanz des Samenfadenkopfs sich nach ihrem Aufgehen in die Kernmembran in den Raum des Eikerns hinein verteilt, indem sie dabei nicht eine eigentliche Auflösung erleidet, sondern im ganzen in sich in Zusammenhang bleibt."

Allein auch ohne den sicheren Nachweis für alle Fälle zu besitzen, zweifle ich nicht, daß das Verhalten der beiden elterlichen Chromatinteile zu einander stets das gleiche ist; denn es ist sicherlich gerechtfertigt, daß wir diejenigen Fälle, in denen wir nichts sehen, nach jenen beurteilen, wo wir das Schicksal der uns interessierenden Substanzen klar verfolgen können.

Schließlich habe ich den im vorstehenden gemachten Zahlenangaben noch einiges anzufügen. Ich habe bis jetzt nur Fälle beschrieben, in denen die Chromosomen in der Zahl 9 bezw. 18 vorhanden sind, und in der That konnte ich diese Zahlen, wenn ich alle Stadien vom Keimbläschen bis zur ersten Furchungsspindel zusammenrechne, in etwa 40 Eiern feststellen. Neben diesen sind mir nun 4 andere Fälle vorgekommen, in denen ich mit voller Sicherheit andere Zahlen konstatieren konnte, nämlich einmal in einem Keimbläschen anstatt 9, 18 Elemente, und einmal in einer ersten Richtungsspindel gleichfalls 18 Chromosomen anstatt 9. Dieser Fall ist in Fig. 50 gezeichnet; die Vermutung, daß es sich um ein Stadium mit Tochterelementen handeln könne, ist nach der Größe und Gruppierung der Körner (das Ei ist nicht im geringsten gepreßt) ausgeschlossen. Der dritte Fall ist der in Fig. 45 dargestellte, wo in der Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel 27 Chromosomen vorhanden sind, während im vierten (Fig. 51) 23 gezählt werden konnten.

Die Seltenheit, in der diese Zahlen im Vergleich zu den Zahlen 9—18 zur Beobachtung kamen, unterdrückt von vornherein den Gedanken an Willkür und Gesetzlosigkeit. Jene abweichenden

Zahlen sind gewiß nicht so zu deuten, daß die gleiche Chromatinmenge sich das eine Mal in 18, ein anderes Mal in 27 oder 23 Segmente zerlege, sondern wir müssen, wo wir diesen Ausnahmezahlen begegnen, annehmen, daß die Zelle entweder schon bei ihrer Entstehung eine entsprechende Zahl von Chromosomen erhalten hat oder daß die zunächst normale Zahl während des Bestehens der Zelle sich vermehrt hat, wie dies durch eine Spaltung der chromatischen Elemente ohne Zellteilung möglich wäre. Zu einer solchen Auffassung drängen überdies nicht nur meine Erfahrungen über die Bedingungen der Elementzahl bei Ascaris megalocephala (15, pag. 171 ff.), sondern auch der Umstand, daß die konstatierten abnormen Zahlen zu den normalen in einem einfachen Verhältnis stehen oder wenigstens leicht aus diesen abgeleitet werden können. Um dies zu erläutern, sei es mir gestattet, einen Weg anzudeuten, auf welchem die vier erwähnten abweichenden Zahlen mit einem Schlage erklärt werden können.

Wie aus den normalen Zahlen zu erschließen ist, geht aus einem befruchteten Ei mit 18 Chromosomen ein Organismus hervor, dessen Ei- oder Samenzellen 9 Chromosomen enthalten. Es findet also in den Geschlechtszellen auf eine uns unbekannte Weise eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte statt. Angenommen nun, diese Reduktion unterbleibt abnormer Weise in einem Ei, bezw. dessen Vorfahren, so erhalten wir den beschriebenen Fall des Keimbläschens und der ersten Richtungsspindel mit 18 Chromosomen. Entwickelt sich ein solches Ei weiter, so muß der Eikern, da er sich aus 18 Chromosomen aufbaut, die gleiche Zahl für die erste Furchungsspindel liefern, und wenn nun dazu die 9 Elemente eines normalen Spermakerns kommen, so enthält die Spindel 27 Chromosomen, wie in Fig. 45. Geht dann weiterhin aus einem solchen Ei ein Seeigel hervor, so muß die Zahl der Chromosomen in den Ei- oder Samenzellen desselben, infolge der Reduktion auf die Hälfte, 13 oder 14 betragen; und das befruchtete Ei, das sich aus einer solchen Geschlechtszelle und einer normalen mit 9 Elementen zusammensetzt, besitzt 22 oder 23 Chromosomen, welch letztere Zahl in der Äquatorialplatte der Fig. 51 festgestellt werden konnte.

Ich bin durchaus nicht der Meinung, daß diese Erklärung der von mir beobachteten abnormen Zahlen die richtige sein müsse, sondern ich will damit nur zeigen, daß eine Reihe solcher Ausnahmezahlen aus einer einzigen, einmaligen Unregelmäßigkeit — und daß solche vorkommen, ist erwiesen — abgeleitet werden können.

B. Litteratur.

Für die Absichten dieser Arbeit wäre es zwecklos, alle Angaben zusammenzustellen, welche der chromatischen Substanz bei der Eireifung und Befruchtung im allgemeinen gedenken; vielmehr kann es sich lediglich darum handeln, diejenigen Daten zu sammeln, welche sich auf die Zahl und Teilungsart der Chromosomen sowie auf das gegenseitige Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins beziehen. Bei dieser Beschränkung bleibt von den älteren Abhandlungen und von den zahlreichen Notizen, welche bei Gelegenheit embryologischer Untersuchungen die ersten Entwickelungsvorgänge berühren, nur äußerst weniges zu berücksichtigen übrig; und selbst manche ausführliche Spezialarbeit der jüngsten Zeit, wie diejenige von Vejdovsky (41), kommt für unseren Gegenstand nicht in Betracht.

I. Richtungskörperbildung.

Die erste genaue Darstellung von den Schicksalen der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper glaube ich selbst (Zellen-Studien, Heft I) für die Eier von Ascaris megalocephala und lumbricoides geliefert zu haben. Ich kann mich hier damit begnügen, auf jene Arbeit zu verweisen, um so mehr, als die bei den genannten Nematoden gewonnenen Resultate vollkommen mit den im vorstehenden mitgeteilten übereinstimmen. Nachdem ich bereits bei jener Gelegenheit die Angaben meiner Vorgänger sowie die Mitteilungen Carnoy's (20) über die Eireifung bei einigen anderen Nematoden ausführlich besprochen habe, glaube ich auch auf diese Arbeiten hier nicht näher eingehen zu müssen, sondern mich darauf beschränken zu können, meine damals geäußerte Überzeugung zu wiederholen, daß die von den meinigen abweichenden Resultate jener Autoren zum größten Teil auf pathologischen Veränderungen der sehr empfindlichen Nematodeneier beruhen.

Von der übrigen Litteratur über Richtungskörperbildung ist eine Angabe Blochmann's (6) über Richtungsspindeln bei Blatta germanica von Interesse. Der genannte Forscher fand hier (pag. 553) in einzelnen Präparaten, daß „jedes Kernplattenelement aus vier Kügelchen zu bestehen schien“. Ohne Zweifel handelt es sich hierbei um die jetzt in zahlreichen Fällen festgestellte Vierteiligkeit der Chromosomen in der ersten Richtungsspindel, deren Bedeutung ich zuerst bei Ascaris megalocephala aufgeklärt

habe. Es kann aus jener Angabe BLOCHMANN's mit Bestimmtheit der Schluß gezogen werden, daß die Reifungsvorgänge bei Blatta germanica ganz so verlaufen wie bei den von mir studierten Objekten.

In jüngster Zeit hat GARNAULT (26) Mitteilungen über die Bildung der Richtungskörper bei verschiedenen Helix-Arten gemacht, von denen ich an dieser Stelle nur die Angabe zu erwähnen habe, daß die erste Spindel 16—20 U-förmige Chromosomen enthält, welche durch Längsspaltung halbiert werden. Aus der Darstellung des französischen Forschers ist nicht zu ersehen, ob die Zahl der Chromosomen in verschiedenen Eiern zwischen 16 und 20 variiert oder ob die angegebenen Zahlen lediglich Grenzwerte einer nur mit annähernder Genauigkeit ausführbaren Schätzung vorstellen sollen. Nachdem ich bei verschiedenen Mollusken die Zahl der Chromosomen in den Richtungsspindeln mit Sicherheit auf 16 habe bestimmen können, halte ich es nicht für unwahrscheinlich, daß diese Zahl auch für die Gattung Helix Geltung besitzt.

GARNAULT hebt hervor, daß auf die Abtrennung des ersten Richtungskörpers entweder sofort die Bildung der zweiten Spindel folgt, wobei sich, wie ich dies oben für die abgehandelten Mollusken und für Echinus microtuberculatus geschildert habe, die im Ei zurückbleibende Strahlenkugel teilt, oder daß sich zwischen die beiden Teilungen ein Ruhestadium des Kerns (bläschenförmiger Kern) einschaltet. Der Autor führt diese Verschiedenheit wohl mit Recht darauf zurück, daß der Prozeß das eine Mal rascher, das andere Mal langsamer ablaufe; wissen wir doch durch andere Untersuchungen — ich führe nur die Abhandlungen von KUPFFER und BENECKE (34) und A. A. BOEHM (9) über das Neunaugenei an — daß in Eiern, bei denen sich zwischen die Ausstoßung der beiden Richtungskörper eine längere Pause einschiebt, stets ein ruhender Kern (BOEHM's provisorischer Eikern) sich ausbildet. Immerhin ist es interessant, daß bei einer und derselben Ei-Art die Chromosomen der zweiten Spindel im einen Fall direkt von den im Ei zurückgebliebenen Tochterelementen der ersten gebildet werden, während sie im andern Fall aus dem Gerüst eines ruhenden Kerns hervorgehen. Es scheint mir daraus geschlossen werden zu müssen, daß dieses Ruhestadium die Chromosomen in dem nämlichen Zustand entläßt, in dem es dieselben empfangen hat, abgesehen natürlich von Umwandlungen, die sich allenfalls unabhängig von jener Metamorphose vollziehen könnten.

II. Befruchtung.

Für diesen Teil unseres Gegenstandes fließen die Litteraturquellen etwas reichlicher; nicht allein, weil mehrere neuere Arbeiten von dem durch E. van Beneden geschaffenen Standpunkt aus sich mit dem Verhalten der Kerne bei der Befruchtung beschäftigen, sondern auch, weil der eine Hauptpunkt: in welche Beziehung väterliches und mütterliches Chromatin zu einander treten, unter Umständen ohne direktes Studium dieser Substanz entschieden werden kann.

Ich halte es für zweckmäßig, die Angaben, welche ich hier aufzuführen habe, nach den Tierkreisen, auf welche sich dieselben beziehen, zu ordnen.

a) Coelenteraten.

Im III. Teil seiner Beiträge (30) beschreibt O. Hertwig den Befruchtungsvorgang bei der Meduse Mitrocoma Annae in folgender Weise (pag. 182): „Im Verlauf einer halben Stunde (nach dem Eindringen des Spermatozoon) vergrößert sich der kleine Körper (Spermakern) und erkennt man jetzt deutlicher die zwei an der Berührungsfläche sich abplattenden Kernvakuolen, von welchen die kleinere, der Spermakern, dem größeren Eikern mützenförmig aufsitzt .... Plötzlich verschwinden unter dem Auge des Beobachters die beiden vakuoligen Gebilde, so daß jetzt das Ei anscheinend kernlos ist. Setzt man indessen Essigsäure an den Rand des Deckgläschens zu, so tritt mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit eine faserige Spindel hervor, um deren Spitzen der Dotter eine strahlige Anordnung besitzt.“ Diese Schilderung stimmt wesentlich mit derjenigen überein, welche O. Hertwig von dem gleichen Vorgang bei Sagitta gegeben hat. Wie dort lege ich das Hauptgewicht darauf, daß b e i d e Kerne verschwinden, d. h. o h n e z u v e r s c h m e l z e n, aufgelöst werden, woraus ein Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Chromatinteile ohne weiteres folgt.

Der Umstand, daß die beiden Kerne im Moment ihrer Auflösung verschiedene Größe besitzen, scheint auf den ersten Blick dafür zu sprechen, daß das Ei eine größere Chromatinmenge zur ersten Furchungsspindel beisteuert als das Spermatozoon. Allein die Erfahrungen, die ich bei der Meduse Tiara gewonnen habe, machen mir eine andere Deutung dieser verschiedenen

Kerngröße wahrscheinlicher. Wir haben bei der Besprechung jenes Objekts gesehen, daß die väterlichen Chromosomen sich direkt aus dem kugeligen Chromatinklumpen des Samenfadens entwickeln, zu welcher Entfaltung sie einen im Vergleich zum Eikern ziemlich kleinen Raum nötig haben, obgleich sie an Zahl den weiblichen Schleifen gleichkommen. Und bei Echinus microtuberculatus, welcher Seeigel sich der Meduse Tiara so äußerst ähnlich verhält, hat sich gezeigt, daß, wenn die beiden Kerne sich ohne Verschmelzung für die Teilung vorbereiten (Fig. 54), der Spermakern an Größe beträchtlich hinter dem Eikern zurückbleibt, trotzdem auch hier die Chromatinmenge in beiden Kernen die gleiche ist. Speziell nach diesem letzteren Fall scheint mir das Verhalten bei Mitrocoma Annae beurteilt werden zu müssen; den Grund der verschiedenen Kerngröße sehe ich hier wie dort darin, daß der Spermakern das bei Ascaris meg., Sagitta, Pterotrachea etc. vorhandene „Ruhestadium" überspringt, wofür die Erklärung wiederum darin zu suchen sein dürfte, daß die Befruchtung in den einen Fällen vor, in den anderen erst nach der Bildung der Richtungskörper erfolgt.

b) Würmer.

Nur der Vollständigkeit wegen erwähne ich hier die schon in der Einleitung hinlänglich gewürdigte Arbeit E. van Beneden's über die Befruchtung von Ascaris megalocephala. An diese grundlegenden Untersuchungen schließen sich diejenigen Carnoy's (20) an, der für vier weitere Nematoden eine selbständige Vorbereitung der beiden Geschlechtskerne zur Teilung nachweisen konnte. Es heißt bei diesem Forscher (pag. 69): „On ne pourrait distinguer le noyau mâle du noyau femelle . . . La forme pelotonnée était semblable dans les deux noyaux de conjugaison; il en est de même des tronçons qui en proviennent: longueur, volume, forme générale, contours extérieurs, coloration par les réactifs, tous leurs caractères visibles, en un mot, sont identiques." Carnoy hat auch die Zahl der aus jedem Kern hervorgehenden Chromosomen feststellen können, und zwar ergaben sich bei Filaroides mustelarum für jeden Kern 8, bei Spiroptera strumosa je 6, bei Ophiostomum mucronatum gleichfalls je 6 und bei Coronilla (sp.?) je 4 Elemente.

Aber auch älterer Angaben haben wir hier zu gedenken. So scheint mir schon aus der Beschreibung und aus den Zeichnungen, welche Auerbach (2) von der Vereinigung der Geschlechtskerne bei Ascaris (Rhabdonema) nigrovenosa giebt, geschlossen werden

zu müssen, daß auch bei diesem Nematoden in jedem Kern die selbständigen Schleifen gebildet sind, ehe eine Verschmelzung der beiden Vakuolen eintritt. Denn wenn nicht, wie ich fast vermuten möchte, ein Zusammenfließen der beiden Kernräume überhaupt unterbleibt, indem nach unseren übrigen Erfahrungen die in AUERBACH's Fig. 8 (Taf. IV) gezeichnete rhombische helle Stelle nicht mehr einen Kern, sondern die erste Furchungsspindel vorstellt, so ist doch dieses Bild mindestens ein der Kernauflösung unmittelbar vorhergehendes; und wenn also auf diesem Stadium nach der Angabe AUERBACH's noch eine oberflächliche, der Berührungsfläche der beiden Kerne entsprechende Grenzlinie sichtbar ist, so kann es nicht zweifelhaft sein, daß sich die Ausbildung der Schleifen schon zu einer Zeit vollzieht, wo die Kerne noch vollkommen voneinander getrennt sind.

Mit noch größerer Sicherheit in diesem Sinn zu deuten ist die Beschreibung, welche O. HERTWIG (29, pag. 24) von Nephelis giebt. Er sagt: „Eine Verschmelzung derselben (der beiden Geschlechtskerne) zu einem einfachen Kern ist mir trotz Durchmusterung vieler Präparate nicht vor die Augen gekommen, auch nicht in den Cocons, in denen ich konjugierte Kerne und Eier in Vorbereitung zur Zweiteilung gleichzeitig antraf. Wahrscheinlich ist dieses Stadium daher nur von kurzer Dauer. Vielleicht findet auch die Verschmelzung in der Mehrzahl der Fälle erst dann statt, wenn die abgeplatteten zwei Kerne sich zu strecken und zur Spindel umzuformen beginnen.“

c) Mollusken.

Auch für einige Mollusken gestatten uns die äußerst sorgfältigen Angaben O. HERTWIG's (30) den sicheren Schluß, daß Ei- und Spermakern die zur Teilung führende Metamorphose selbständig durchlaufen. So heißt es (pag. 202) von Mytilus: „Am lebenden Objekt bemerkt man bald nach der Hervorknospung des zweiten Richtungskörpers unter ihm einen hellen Fleck in der Dotterrinde und gleichzeitig einen zweiten gleichbeschaffenen Fleck im Zentrum des Eies, man sieht dieselben sich vergrößern, aufeinander zurücken und verschmelzen, dann undeutlich werden und bald darauf eine Doppelstrahlung sich ausbilden.“ — Hier ist zwar von Verschmelzung die Rede, allein nach der Satzkonstruktion werden beide Kerne undeutlich, so daß wohl unter Verschmelzung nur die dichte Aneinanderlagerung zu verstehen ist.

Für Tiedemannia Neapolitana und Cymbulia Pe-

ronnii giebt O. HERTWIG (pag. 205) folgende gemeinsame Beschreibung: „Dann sieht man an zwei gegenüberliegenden Punkten der Fläche, in welcher die beiden Kerne sich berühren, zwei matte Strahlensysteme auftauchen, die schon von FOL beschrieben worden sind. Plötzlich werden die Konturen der beiden Kerne undeutlich und es verschwinden rasch die beiden vakuolenartigen Räume, indem sich offenbar das umgebende Protoplasma mit dem Kernsaft mischt." Ich brauche dieser Beschreibung nach den Erläuterungen, die ich zu den ähnlich lautenden Stellen über Sagitta, Mitrocoma etc. gegeben habe, nichts hinzuzufügen.

Das Genaueste, was vor E. VAN BENEDEN über Ei- und Spermakern und die Beziehungen beider Kerne zu einander geschrieben worden ist, findet sich in E. L. MARK's Monographie: Maturation, Fecundation and Segmentation of Limax campestris (35). Ich hebe aus diesem nach jeder Richtung vorzüglichen Werk folgende Stellen hervor: pag. 220. „They (Ei- und Spermakern) become more or less flattened against each other, but an actual union, as observed in the case of many other animals, is not to be seen here." pag. 224: „The first cleavage nucleus does not have a morphological existence . . . The first evidences of the coming separation of the yolk have already made their appearance, while there are still two distinctly separate pronucleus." pag. 225: „Even in cases where the amphiaster of the first cleavage sphere has acquired an considerable extent, it is clear that the two pronuclei have not become fully amalgamated into a single structure, and it may possibly be questioned, if any portions of their substance have become confluent." — Der Autor verweist bei dieser Gelegenheit auf ein Bild (Fig. 85), welches ein Stadium zwischen meinen Figuren 14 und 11 (Taf. I) repräsentiert, und sagt zur Erläuterung jener Figur folgendes (pag. 226): „In the vicinity of this plan of contact (Berührungsfläche der beiden Kerne) there are to be seen in each of the pronuclei a few highly refractive granules much smaller than the pronuclei (muß jedenfalls heißen: nucleoli) and not arranged in any discoverable order." — Diese „granules" sind nichts anderes als die fertigen Chromosomen, welche also in jedem Kern selbständig entstehen.

Man sieht hieraus, wie nahe MARK, abgesehen von den Zahlenverhältnissen, schon zu jenem Punkte vorgedrungen war, den dann VAN BENEDEN ganz und mit Bewußtsein erreicht hat.

Die Mitteilungen, welche GARNAULT in seiner oben schon angeführten Arbeit (26) über das Verhalten der Geschlechtskerne bei Helix und Arion macht, reichen über das, was MARK bei Limax gesehen hat, kaum hinaus. Wir erfahren, daß die beiden Kerne, welche sich von einem gewissen Punkt an völlig parallel entwickeln, niemals miteinander verschmelzen, wogegen sich über die Chromosomen nur folgende spärliche Notiz vorfindet (pag. 13): „De petites condensations chromatiques homogènes constituent une plaque nucléaire exactement semblable à celle de la première cinèse polaire, sans qu'il soit possible de définir la part qui revient à chacun des pronuclei dans son édification [1]).“

Schon mehrere Jahre vor GARNAULT hat PLATNER (36) die Befruchtungsvorgänge bei Arion untersucht und dabei von den Schicksalen der Geschlechtskerne und ihrer Bestandteile eine Beschreibung gegeben, von welcher der französische Forscher sagt, daß er sich dieselbe nicht erklären könne. Ich selbst muß ge-

---

1) GARNAULT giebt an (pag. 13), daß bei der Ausbildung der ersten Furchungsspindel der größte Teil des Chromatins eines jeden Kerns in das Protoplasma übergehe und sich in demselben verteile. Den Beweis für diese Behauptung, die sich mit allem sonst Bekannten in Widerspruch setzt, muß man von der in Aussicht gestellten ausführlichen Abhandlung erwarten. Einstweilen möchte ich der Überzeugung Ausdruck geben, daß jene Angabe auf einer Vermengung verschiedener Kernbestandteile beruht. Ich habe bei Pterotrachea nach der Auflösung der beiden Kernbläschen neben einer jeden Chromosomengruppe eine vorher nicht nachweisbare Ansammlung grobkörnig aussehender Substanz gefunden, die sich in Essigkarmin beträchtlich stärker als das Protoplasma, jedoch weniger intensiv als die Schleifen tingierte. Ich kann kaum zweifeln, daß diese in Fig. 11 gezeichnete Substanz aus den Kernen stammt, habe aber ihre Entstehung nicht genauer verfolgt und deshalb oben nicht darüber berichtet. Ich vermute, daß GARNAULT diese Substanz, die sich vielleicht in den Eiern von Helix und Arion und bei Anwendung der von dem französischen Autor gebrauchten Reagentien noch stärker färbt, bei seiner Angabe im Auge hatte. Obgleich sich die körnige Substanz von den Chromosomen aufs deutlichste unterscheidet, wird man dieselbe als „Chromatin“ bezeichnen, sobald man alles, was sich färbt, mit diesem Namen belegt. Allein wenn dieser Grundsatz bei der Anwendung des Wortes „Chromatin“ als maßgebend aufgestellt wird, so ist es an der Zeit, daß wir uns für jene Substanz, welche wir unter den jetzt üblichen Namen „Chromosomen, chromatische Elemente, chromatisches Gerüst etc. als etwas Eigenartiges durch alle Formwandlungen verfolgen können, nach einer neuen Benennung umsehen.

stehen, daß ich manche von den Angaben PLATNER's mit dem, was ich beim Studium ziemlich zahlreicher Okjekte und speziell in den Eiern von Mollusken gesehen habe, nicht vereinigen kann, so namentlich die von ihm beschriebenen „Karyosomen", welche aus verschieden großen, kugeligen, achromatischen Körpern mit Chromatinkörnchen bestehen und je ein Chromatindoppelkorn zur ersten Furchungsspindel liefern sollen. Nachdem ich in den Molluskeneiern, gleich anderen Autoren, speziell GARNAULT, der das PLATNER'sche Objekt untersucht hat, im Kern ein Gerüst, aus dem sich Schleifen entwickeln, gefunden habe, möchte ich die Frage aufwerfen, ob die PLATNER'schen Karyosomen nicht Kunstprodukte, bezw. das Resultat falscher Deutung sind, entstanden durch Vermengung von Gerüstknoten oder Schleifendurchschnitten mit großen und zahlreichen achromatischen Nukleolen, und wohl erklärlich bei einer nicht ganz vorzüglichen Konservierung und bei der Betrachtung sehr dünner Querschnitte.

Eine weitere Differenz der PLATNER'schen Arbeit, speziell den GARNAULT'schen Untersuchungen gegenüber, liegt darin, daß der letztere Autor zwei sich parallel umwandelnde Geschlechtskerne, die bis zu ihrer Auflösung selbständig bleiben, konstatiert hat, wogegen PLATNER eine Vereinigung des kleinen Spermakerns mit dem großen Eikern zu einem einheitlichen ersten Furchungskern beschreibt. Unerklärlich, wie GARNAULT meint, scheint mir nun dieser Unterschied zwischen den Resultaten der beiden Autoren nicht zu sein. Denn wir wissen ja auch von anderen Eiern, daß die beiden Geschlechtskerne das eine Mal verschmelzen, das andere Mal selbständig bleiben; und besonders die Verschiedenheiten, welche das Ei von Echinus microtuberculatus hinsichtlich des gegenseitigen Verhaltens von Ei- und Spermakern darbietet, sind kaum geringer als die Differenzen, welche nach PLATNER und GARNAULT bei Arion vorkommen sollen.

Ich zweifle deshalb durchaus nicht an der allgemeinen Richtigkeit der PLATNER'schen Angaben und stimme seiner Behauptung bei, daß seine Beobachtungen entschieden für eine gesonderte Beteiligung der männlichen und weiblichen Kernteile am Aufbau der ersten Furchungsspindel sprechen. Besonders beweiskräftig finde ich in dieser Hinsicht seine Fig. 11, nach welcher die beiden Teilstücke (Karyosomen) des Spermakopfes noch zu einer Zeit deutlich erkennbar sind, wo die weiblichen Elemente bereits mit den Spindelfasern in Beziehung getreten sind. Dagegen läßt sich für die Frage, wie sich männliches und weibliches Chromatin in

ihren Mengen zu einander verhalten, aus der PLATNER'schen Arbeit kein Anhaltspunkt gewinnen, indem seine Angaben, nach denen man ein sehr beträchtliches Überwiegen der weiblichen Elemente annehmen müßte, mit seinen Figuren in offenbarem Widerspruch stehen. Betrachten wir sein klarstes Bild (Fig. 11), so finden wir hier die beiden Teilstücke des Spermakopfes sehr chromatinreich, besonders wenn man berücksichtigt, daß der chromatische Überzug der beiden kugeligen Stücke ja nur im optischen Schnitt als Ring gezeichnet ist. Daß später, wie PLATNER will, sich von jedem dieser beiden „Spermakaryosomen" nur zwei sehr kleine Chromatindoppelkörnchen (Fig. 12) ablösen sollen, erscheint ganz unmöglich. Ich bin deshalb der Überzeugung, daß das Spermakaryosom eine viel größere Zahl von Chromatinelementen liefert, daß diese sich allmählich von demselben abspalten und wie die weiblichen in die Spindel einbezogen werden, wo sie nun von diesen nicht mehr unterschieden werden können. Nach dieser Auffassung hätten sich in dem Kern der Fig. 12 bereits die meisten Elemente von den beiden achromatischen Körpern losgelöst; die beiden Chromatindoppelkörnchen eines jeden wären nur noch der letzte Rest. Etwas ganz Ähnliches haben wir ja in den Eiern von Tiara und Echinus microtuberculatus kennen gelernt. Daß aber auch bei Arion Ei- und Spermakern die gleiche Zahl von Chromosomen liefern, halte ich nach den von GARNAULT beschriebenen Fällen, in denen die beiden Kerne bis zu ihrer Auflösung vollkommen miteinander übereinstimmen, für höchst wahrscheinlich.

d) Arthropoden.

Für diesen Tierkreis habe ich nur eine einzige Notiz gefunden, welche unseren Gegenstand berührt; es ist dies die Schilderung, welche GROBBEN (27) von der Befruchtung bei Cetochilus septentrionalis geliefert hat. Ich führe die Stelle mit des Autors eigenen Worten an (pag. 6): „Wenn der Eikern centralwärts wandert, erscheint im Ei an einer anderen Stelle, und zwar, soviel ich in Erinnerung habe, stets am vegetativen Pole, nahe an der Oberfläche ein zweites, anfangs kleines helles Bläschen, welches ebenfalls in der Mitte einer strahligen Figur liegt. Dasselbe rückt, gleichfalls centralwärts wandernd, dem Eikern entgegen, während es gleichzeitig durch Imbibition mit Kernsaft zu einer ansehnlichen Größe heranwächst. Dieses zweite Gebilde ist offenbar der Spermakern. Endlich stoßen die beiden Kerne, Eikern und Spermakern, aneinander und sind nur noch durch eine zarte Wand voneinander

geschieden. Auf dieses Stadium folgt sogleich die Bildung der ersten Kernspindel." GROBBEN erwähnt, daß er den Prozeß am lebenden Ei verfolgt und mehrmals immer in der gleichen Weise hat ablaufen sehen. Also auch hier keine Kernverschmelzung, sondern Selbständigkeit bis zur Auflösung!

e) Wirbeltiere.

Über die Befruchtungsvorgänge bei Wirbeltieren haben wir durch die Untersuchungen A. A. BOEHM's (9) am Ei von Petromyzon Planeri genaueren Aufschluß erhalten. Trotz der großen technischen Schwierigkeiten, welche dieses Objekt der Untersuchung entgegenstellt, und obgleich speziell für das Studium des Chromatins die Bedingungen wegen der außerordentlichen Kleinheit der Elemente die denkbar ungünstigsten sind, war der Verfasser doch imstande, die Schicksale der beiden Geschlechtskerne bis in sehr feines Detail zu verfolgen und dabei Verhältnisse aufzudecken, welche, meines Wissens, sonst nirgends beobachtet worden sind und die geeignet erscheinen, über die Konstitution des Kerns wichtige Aufschlüsse zu gewähren. Ich gebe im folgenden die hauptsächlichsten der von BOEHM ermittelten Thatsachen, soweit sich dieselben auf die Kerne beziehen, möglichst mit des Autors eigenen Worten wieder (pag. 650): „Eine Viertelstunde etwa nach der Besamung fangen sowohl der Eikern wie der Spermakopf an, ihre Gestalt und ihren Bau zu verändern. Der weibliche Vorkern wird blaß, diffus, etwas größer. Der Spermakopf zerfällt in kugelige, zusammenhängende, lineär angeordnete Elemente .... Der Eikern hat während dessen die Gestalt eines echten deutlichen Kernes angenommen und kommt tiefer im Polplasma axial zu liegen. Der aus kugeligen Stücken (Meriten) bestehende Spermakopf (Spermatomeritenreihe) .... bewegt sich in einer senkrecht auf der Achse des Eies stehenden Bahn auf den Eikern zu. In der Nähe des Eikerns verlassen die Spermatomeriten die Centralmasse der Sonne .... und lagern sich, jetzt zu einem Haufen gruppiert, dem Eikern an. Das geschieht eine Stunde nach der Besamung. Nachdem die Spermatomeritengruppe den Eikern berührt hat, oder kurz vorher, zerfällt dieser ebenfalls in kugelige Stücke, Ovomeriten. Die Ovomeriten und Spermatomeriten berühren sich nun innig und zerfallen, indem sie sich binär teilen, in immer kleinere Stücke, ohne sich zunächst gegenseitig zu vermischen. Es entsteht in dieser Weise ein längliches, aus zwei Portionen bestehendes Gebilde ... Die Meritengruppen, die einander tangieren,

sind ihrer Größe und Färbbarkeit nach voneinander zu unterscheiden. Die Ovomeriten sind kleiner, intensiver gefärbt, die Spermatomeriten sind größer und heller." Zunächst stellt jeder Merit ein gleichartiges Kügelchen dar (pag. 646), später besteht derselbe aus zwei Teilen, nämlich aus einer quantitativ bedeutenderen peripheren Hauptmasse, die sich schwach färbt, und je aus einem (resp. ein paar) intensiv tingierten, centralen Körperchen, dem Microsoma des Meriten. „Die Körper der Spermatomeriten sind größer und heller, die der Ovomeriten kleiner und dunkler." In Eiern, welche 4 Stunden nach der Besamung abgetötet worden sind, ist eine Trennung der beiden Gruppen nicht mehr nachzuweisen (pag. 646): „Ovomeriten und Spermatomeriten unterscheiden sich durch Größe und Färbung nicht mehr, sie liegen gemischt vor ... Dann beginnt ein Verschmelzungsprozeß ihrer peripheren Substanz und nur die Mikrosomen erscheinen noch gesondert. Aber diese fangen jetzt an, sich lineär aneinander zu reihen." Es bilden sich kurze Ketten aus 3—4 Mikrosomen, und diese Gebilde gruppieren sich nun zur Äquatorialplatte.

Um zu entscheiden, wie sich diese Thatsachen zu den an anderen Objekten ermittelten stellen, ist vor allem die Frage zu lösen: In welchem Verhältnis stehen die BOEHM'schen Begriffe „Merit, Microsoma, Microsomenkette" zu den Begriffen „Kern, Kerngerüst, Chromosoma"? Wenn BOEHM in seiner dem einen Objekt gewidmeten Spezialarbeit vermeiden konnte, diese Frage zu untersuchen, so glaube ich selbst, bei einer allgemeinen Betrachtung des Gegenstandes, den Versuch nicht unterlassen zu dürfen, die Erscheinungen, unter welchen der gleiche Vorgang bei verschiedenen Organismen verläuft, gegeneinander abzuschätzen. Als Ausgangspunkt für diese Vergleichung kann uns dasjenige Stadium dienen, welches im Neunaugenei ganz ebenso vorliegt wie in anderen Zellen: das der Äquatorialplatte. Die Elemente dieser Platte, die „Chromosomen", besitzen bei Petromyzon die Form von Körnern oder kurzen, rosenkranzförmigen Stäbchen, es sind „Microsomen" oder „Microsomenketten". Wie aus dieser Äquatorialplatte die beiden Tochterplatten hervorgehen, konnte von BOEHM nicht festgestellt werden; doch dürfen wir meines Erachtens nicht zweifeln, daß dieselben durch eine Halbierung eines jeden Chromosomas der Äquatorialplatte ihre Entstehung nehmen. Von Wichtigkeit ist nun das weitere Schicksal der Tochterchromosomen; es heißt in dieser Hinsicht bei BOEHM

(pag. 648): „Die Microsomen (einer jeden Tochtergruppe) bilden eine ungefähr linsenförmige Masse, ein jedes derselben umgiebt sich mit einem Hof, d. h. es bildet sich zu einem Merit aus (Karyomerit)". Der hiermit geschilderte Vorgang ist ohne Zweifel der nämliche, den schon andere Autoren, z. B. Bütschli und O. Hertwig, bei der Kernrekonstruktion beobachtet haben, und den ich selbst bei Ascaris megalocephala, wo die Verhältnisse im Vergleich zu Petromyzon Planeri wahrhaft riesige sind, genauer verfolgen konnte. Ich habe hierüber im II. Heft dieser Studien berichtet und daselbst in Fig. 45—47 einige Abbildungen dazu gegeben. Während in der großen Mehrzahl der Fälle bei Ascaris die Chromosomen jeder Tochterplatte ein gemeinsames Kernbläschen um sich erzeugen, konnte ich in einigen Eiern feststellen, daß jedes von den beiden für den Eikern bestimmten Tochterchromosomen der zweiten Richtungsspindel eine separate Vakuole um sich bildete (Fig. 45). Jedes dieser beiden Bläschen mit seinem chromatischen Inhalt wäre also nach Boehm's Terminologie ein „Karyomerit"; oder umgekehrt: der Karyomerit ist nichts anderes als ein typischer Kern, aber, seinem Namen entsprechend, nur ein Partialkern, indem er nicht die ganze der Zelle zukommende chromatische Kernsubstanz, sondern nur ein oder einige Chromosomen umschließt und demgemäß erst im Verein mit den übrigen Meriten dem einheitlichen Kern anderer Zellen äquivalent ist.

Ist aber diese Deutung für die Karyomeriten im allgemeinen richtig, so trifft sie auch für die Ovo- und Spermatomeriten zu. Ich betrachte demnach auch diese als echte (Partial-)Kerne, und finde in der Schilderung, die Boehm von den Schicksalen dieser Gebilde giebt, für meine Auffassung eine weitere Stütze. Die Meriten in dem Zustand gleichartiger Kügelchen (Böhm, pag. 646) sind in meinen Augen ruhende Partialkerne, wo die chromatische Substanz in den einzelnen Bläschen gleichmäßig, wahrscheinlich in Form eines allerfeinsten Gerüstes verteilt ist, entsprechend meiner Fig. 46 (Heft II, Taf. III). Die späteren Stadien, auf welchen sich in der schwach tingierten Hauptmasse eines jeden Meriten entweder in der Einzahl oder zu mehreren intensiv gefärbte Körperchen (Microsomen) und schließlich Microsomenketten nachweisen lassen, repräsentieren, wie ich glaube, die Kontraktion des Gerüstes zu je einem (?) Chromosoma, entsprechend meiner Fig. 47, worauf endlich der von Boehm beschriebene Verschmelzungsprozeß der peripheren Meritensubstanz der überall vorkommenden Auflösung der Kernvakuole vor Ausbildung der Teilungsfigur entspricht.

So weit lassen sich, wie mir scheint, die Vorgänge im Neunaugenei mit den sonst bekannten ohne Schwierigkeit in Einklang bringen; allein nun habe ich eine Erscheinung anzuführen, welche einen sehr wesentlichen Unterschied bedingt. In dem erwähnten Fall, in welchem ich bei Ascaris megalocephala Ovomeriten beobachtet habe, liegen die Verhältnisse so, daß diese Partialkerne schon bei der Bildung der Zelle als solche entstehen und daß sie sich bis zu ihrer Auflösung in gleicher Zahl erhalten. Bei Petromyzon dagegen hat Boehm gefunden, daß auf frühen Stadien ein einheitlicher ruhender Eikern angetroffen wird, der erst allmählich durch Zerklüftung in immer zahlreichere Ovomeriten zerfällt; und an den anfänglich nur in geringer Zahl vorhandenen Spermatomeriten spielt sich gleichfalls ein solcher Vermehrungsprozeß ab.

Wie ist diese Zerklüftung zu erklären? Wir wissen, daß die Entstehung eines Kernbläschens bedingt ist durch das Vorhandensein eines oder mehrerer Chromosomen, wir wissen, daß die Auflösung desselben im allgemeinen von einem bestimmten Zustand des chromatischen Inhalts abhängig ist, wir dürfen behaupten, daß die Größe eines Kernbläschens von der in ihm enthaltenen Chromatinmenge bestimmt wird, ja, wir kennen Fälle, welche zeigen, daß auch die Form der Vakuole bis zu einem gewissen Grad von der Gestaltung des chromatischen Inhalts beherrscht wird. So werden wir wohl nicht fehlgehen, wenn wir annehmen, daß auch für die T e i l u n g einer Kernvakuole die Ursache in der chromatischen Substanz zu suchen ist. Ich stelle mir demnach das Zustandekommen jener Zerklüftung so vor, daß sich in dem Chromatingerüst einzelne Centren ausbilden, welche, einen bestimmten Umkreis des Gerüstes beherrschend, diesen gegen den übrigen Bereich abgrenzen, wobei die einfachste und natürlichste Annahme die sein wird, daß jeder in einem definitiven Ovo- oder Spermatomeriten enthaltene Gerüstbezirk einem einzigen der für die erste Furchungsspindel bestimmten Chromosomen entspricht. Ist diese Deutung zulässig, so liegt der Unterschied zwischen den Befunden Boehm's bei Petromyzon und dem sonst konstatierten Verhalten wesentlich in folgendem: Während sich in den letzteren Fällen die chromatische Substanz einer Zelle lediglich auf jenem Stadium, wo sie in dem Zustand kompakter Stränge vorliegt, als ein V i e l f a c h e s, entsprechend der jeweils vorhandenen Chromosomenzahl, zu erkennen giebt, würde bei Petromyzon diese Multiplizität s c h o n w ä h r e n d d e s G e r ü s t s t a d i u m s hervortreten; und es wäre

diese Erscheinung eine sehr wichtige Stütze für die Hypothese, daß das Gerüst eines jeden Kerns aus einer Anzahl selbständiger Bezirke (je einem Chromosoma entsprechend) zusammengesetzt ist. Was schließlich die relativen Mengen und das gegenseitige Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins im Neunaugenei anbelangt, so liegen die Verhältnisse viel zu ungünstig, als daß hierüber ein sicherer Aufschluß zu gewinnen wäre. Besonders über die Mengenverhältnisse läßt sich infolge der eigentümlichen Kernzustände gar nichts aussagen; denn auf jenen Stadien, wo der väterliche und mütterliche Anteil noch scharf auseinander gehalten werden können, befinden sich dieselben in einer so verschiedenen Entwickelungsphase, daß sie sich nicht miteinander vergleichen lassen, und später, wenn die männlichen und weiblichen Meriten einander gleich sind, sind dieselben zugleich zu einem so einheitlichen Haufen zusammengedrängt, daß sich die Herkunft der einzelnen Meriten nicht mehr feststellen läßt. Eher noch scheint mir die Frage nach dem gegenseitigen Verhalten des väterlichen und mütterlichen Chromatins gelöst werden zu können. Wenn wenigstens meine Deutung richtig ist, daß die von Boehm beschriebene Metamorphose der Ovo- und Spermatomeriten nichts anderes ist als die bekannte Vorbereitung eines Kerns zur Teilung, so würde daraus folgen, daß auch im Neunaugenei die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zum einen Teil rein väterlicher, zum anderen rein mütterlicher Abstammung sind.

C. Zusammenfassung und Folgerungen.

Die Kenntnis der Reifungs- und Befruchtungsvorgänge bei einer größeren Zahl von Eiern aus den verschiedensten Tierabteilungen gestattet die Aufstellung einer Anzahl allgemein gültiger Gesetze, an welche sich weiterhin einige nicht unwichtige Betrachtungen anknüpfen lassen.

I. Richtungskörperbildung.

1) Die Ausstoßung der Richtungskörper verläuft überall unter den Erscheinungen der echten karyokinetischen Teilung, d. h. es werden bei der Bildung eines jeden Richtungskörpers die vorhandenen Chromosomen halbiert und in ihren Hälften auf die beiden Tochterzellen verteilt. Wo die Chromosomen in einer Dimension besonders stark entwickelt sind, also die Form von Stäbchen oder Fädchen besitzen, geschieht die Spaltung in der Längsrichtung. Von einer „Pseudokaryokinese“ im Sinne van Beneden's kann

also bei diesem Vorgang nirgends die Rede sein. Ebensowenig bietet sich der geringste Anhaltspunkt für die Hypothese Weismann's (43) dar, daß die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führende Kernteilung als „Reduktionsteilung" zu der gewöhnlichen „Äquationsteilung" in einen Gegensatz zu bringen sei (vergl. auch Punkt 4 und 16).

2) In einem und demselben Ei enthalten die beiden Richtungsspindeln die gleiche Zahl von Chromosomen. Wo bis jetzt diese Zahlenübereinstimmung festgestellt worden ist, folgt dieselbe einfach daraus, daß die im Ei zurückbleibenden Tochterelemente der ersten Richtungsspindel direkt in die zweite Spindel als Mutterelemente übergehen.

3) Die sog. Eireifung bietet uns demnach einen Fall dar, wo wir das Schicksal der einzelnen Chromosomen während der ganzen Dauer des Bestehens einer Zelle — der Eimutterzelle[1]) — verfolgen können. Die Thatsache, daß die Chromosomen, welche bei der Teilung dieser Zelle (Bildung des zweiten Richtungskörpers) vorhanden sind, identisch sind mit denjenigen, welche die Zelle bei ihrer Entstehung erhalten hat, legt den Schluß nahe, daß auch in jenen Zellen, wo sich die Schicksale der einzelnen Elemente der Beobachtung entziehen, ein Gleiches der Fall sei. Es bildet also dieses Verhalten eine neue Stütze für die Hypothese, daß die Chromosomen im ruhenden Kern ihre Selbständigkeit bewahren.

4) Eine Eigentümlichkeit, welche an den chromatischen Elementen der ersten Richtungsspindel ziemlich häufig und in den verschiedensten Tierabteilungen (bei Cölenteraten, Würmern, Mollusken und Arthropoden) zur Beobachtung kommt, ist deren Vierteiligkeit. Die Bedeutung dieser Erscheinung habe ich bereits in meinen Arbeiten über das Ascaridenei erörtert. Die Angaben, welche ich über die Reifungsvorgänge bei jenem viel umstrittenen Objekt gemacht habe, werden durch meine im vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen an anderen Objekten vollkommen bestätigt; und die Gesamtheit der Thatsachen, welche gegenwärtig über die Richtungskörperbildung bekannt sind, ist geeignet, auch einen letzten noch allenfalls obwaltenden Zweifel an der Richtigkeit meiner Deutung zu beseitigen. Die von der meinigen abweichenden Auffassungen des Vorgangs beruhen darauf, daß man das, was ich

---

1) Zum Verständnis dieser Bezeichnung verweise ich auf meinen Aufsatz: „Über die Bedeutung der Richtungskörper". Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. zu München. Bd. II, H. 3, 1886.

als ein einziges vierteiliges Chromosoma betrachte, als eine Gruppe von entweder 4 einfachen (CARNOY) oder 2 zweiteiligen Chromosomen (KULTSCHITZKY) in Anspruch nahm. Konnte eine derartige Betrachtungsweise schon auf Grund der von mir bei Ascaris megalocephala nachgewiesenen chromatischen Brücken zwischen den 4 prismatisch zusammengefügten Stäbchen als irrtümlich bezeichnet werden, so wird derselben durch meine neueren Beobachtungen vollends der letzte Schein von Berechtigung entzogen. Meine Resultate bei Sagitta stellen es außer Zweifel, daß das aus 4 Stäbchen bestehende chromatische Element der ersten Richtungsspindel nicht durch Zusammenfügung von 4 früher selbständigen Elementen gebildet wird, sondern daß die Vierteiligkeit durch Spaltung eines ursprünglich einheitlichen Chromosomas zustande kommt, ganz ebenso, wie die sonst bekannten zweiteiligen Stäbchen oder Schleifen ihre Entstehung einem Teilungsprozeß verdanken. Und weiterhin geht aus einer vergleichenden Betrachtung des Vorgangs mit Sicherheit hervor, daß jener Vierteilung nicht eine besondere Bedeutung zukommt, welche die Bildung des ersten oder beider Richtungskörper als einen Teilungsvorgang besonderer Art von der gewöhnlichen Karyokinese unterschiede. Denn wir finden — und zwar selbst bei sehr nahestehenden Formen (Ascaris meg. und lumbr., Pterotrachea und Carinaria) — daß die Chromosomen der ersten Spindel das eine Mal nur in die beiden bei dieser Teilung zu trennenden Schwesterhälften gespalten sind, während das andere Mal diese letzteren bereits selbst wieder eine Spaltung aufweisen, und aus allen bis jetzt vorliegenden Beobachtungen läßt sich eine ziemlich kontinuierliche Reihe aufstellen von solchen Fällen an, wo die Spaltung der in der zweiten Richtungsspindel zu halbierenden Elemente erst in der Äquatorialplatte dieser Spindel sichtbar wird, bis zu solchen, wo dieselbe schon im intakten Keimbläschen hervortritt. Wir wissen ja auch von anderen Objekten, daß der Zeitpunkt, mit welchem die Teilung eines Chromosomas zuerst nachweisbar wird, in sehr verschiedene Phasen des karyokinetischen Prozesses fallen kann. Daß derselbe bei der Richtungskörperbildung unter Umständen so außerordentlich weit — bis über die vorhergehende Teilung hinaus — zurückverlegt wird, dafür ergiebt sich die Möglichkeit dadurch, daß in der Regel zwischen die beiden Teilungen kein Ruhestadium der Chromosomen eingeschaltet wird. Ich glaube, diese Verhältnisse dürften hiermit ihre definitive Erledigung gefunden haben.

5) Die in den beiden Richtungskörpern ausgestoßenen Elemente sind für unser Auge vollkommen identisch mit denjenigen, welche, aus der gleichen Teilung hervorgehend, im Ei verbleiben. Der erste Richtungskörper erhält vielfach (Ascaris meg., Sagitta, Tiara, Pterotrachea etc.) zweiteilige Stäbchen oder Schleifen, Elemente also, die gewissermaßen eine Zellteilung erwarten und dadurch andeuten, daß die bei manchen Tieren noch bestehende Teilung des ersten Richtungskörpers früher ein allgemeines Vorkommnis war.

6) In mehreren Fällen, in welchen für die erste Furchungsspindel ein Bau mit distinkten Polen und „Protoplasmastrahlung" nachgewiesen werden kann, fehlen diese Bildungen in den Richtungsspindeln (Ascaris, vielleicht alle Nematoden, Ascidia mentula, wahrscheinlich alle Ascidien, Sagitta). Wie ich dies schon früher (13) erörtert habe, scheint mir diese Thatsache für unsere Einsicht in das Wesen der Befruchtung von großer Bedeutung zu sein [1].

7) In jenen Eiern, wo die Richtungsspindeln aus zwei Strahlensonnen kombiniert sind, entstehen die Pole der zweiten Spindel durch Teilung des im Ei zurückbleibenden Poles der ersten.

II. Befruchtung.

8) In dem Verhalten der chromatischen Substanz bei der Befruchtung zeigt sich in verschiedener Hinsicht eine gewisse Varia-

---

1) Ich will bei dieser Gelegenheit einen Einwand zur Sprache bringen, den Platner (38) gegen meine Anschauungen über das Wesen der Befruchtung erhoben hat. Platner hat die Ausbildung der ersten Richtungsspindel im Ei von Aulostomum gulo studiert und sagt hierüber (pag. 211): „Die Konstatierung eines Centrosomas im Eie, sowie die allmähliche Ausbildung zweier typischen Archoplasmakugeln um die beiden Tochtercentrosoma, wie ich sie beschrieben habe, ist ein wichtiges Phänomen, welches die theoretischen Schlufsfolgerungen, zu welchen Boveri gekommen ist, ohne weiteres auszuschliefsen berechtigt". — Ohne mich hier auf eine Verteidigung meiner Hypothese einlassen zu wollen, möchte ich doch einstweilen konstatieren: erstens, daß Platner ja nur die Bildung der ersten Richtungsspindel untersucht hat und also für sein Objekt gar nicht angeben kann, wie es im reifen Ei, auf das es doch ankommt, mit den Centrosomen bestellt ist, und zweitens, daß die Anwesenheit eines Centrosomas in vielen reifen Eiern mir bei der Aufstellung meiner Hypothese — auf Grund der Beobachtungen von Bütschli, O. Hertwig, Fol u. a. — nicht im mindesten zweifelhaft war, was ganz deutlich aus dem Satz hervorgeht (13, pag. 162): „Im allgemeinen wird sich die Rückbildung des Eicentrosomas erst nach der Abtrennung des zweiten Richtungskörpers vollziehen".

bilität. Am auffallendsten ist auf den ersten Blick die Thatsache, daß Ei- und Spermakern in den einen Fällen zu einem einheitlichen ersten Furchungskern verschmelzen, wogegen sie in anderen sich selbständig zur Teilung vorbereiten und sich, ohne zu verschmelzen, auflösen. Während das letztere Verhalten bisher als die Ausnahme gelten konnte, dürfen wir heute sagen, daß unter den genauer untersuchten und analysierten Fällen diejenigen, in welchen die Kerne nicht verschmelzen, weitaus die zahlreicheren sind. Auch ist es nicht etwa nur eine beschränkte Gruppe von Tieren, bei denen dieser Modus besteht, sondern wir kennen denselben mit Ausnahme der noch nicht untersuchten Molluscoideen von allen Tierkreisen: von den Coelenteraten (Mitrocoma), den Echinodermen (Echinus microtub., hier nur ausnahmsweise), von Würmern (Nematoden, Sagitten, Nephelis), Arthropoden (Cetochilus), Mollusken (Limax, Helix, Arion, Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë, Tiedemannia und Cymbulia), von Tunikaten (Cionia intestinalis) und auch von Wirbeltieren (Ctenolabrus) [1]).

9) Da die in Rede stehenden Variationen in dem gegenseitigen Verhalten der beiden Geschlechtskerne in den Eiern eines und desselben Tieres angetroffen werden (Ascaris meg., Cionia, Phyllirhoë, Echinus microtub.), so müssen wir annehmen, daß dieselben gänzlich bedeutungslos sind.

Zu ihrer richtigen Würdigung scheint mir nichts geeigneter zu sein als der Hinweis auf jene Fälle, wo eine durch Teilung entstandene Zelle die ihr zukommenden Chromosomen nicht in eine einzige Vakuole einschließt, sondern in mehrere Kernbläschen, die sich bis zur nächsten Teilung erhalten, so daß die Zelle also während der ganzen Dauer ihres Bestehens mehrkernig

---

1) Erst nach Fertigstellung dieser Arbeit erhielt ich durch die Freundlichkeit der Herren A. Agassiz und C. O. Whitman deren verdienstvolle Abhandlung: „The Development of Osseous Fishes. II. The preembryonic Stages of Development. Part First.“ Mem. of the Mus. of. Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XIV, No. I. Die beiden Forscher geben in Fig. 32 (Pl. XXIII) von Ctenolabrus ein Bild, welches zwischen den beiden von Strahlen umgebenen Polen zwei sich innig berührende Vorkerne zeigt, in denen man bereits kontrahierte Chromosomen wahrnehmen kann. Unsere Erfahrungen an anderen Objekten lassen wohl keinen Zweifel, daß, wo ein solches Stadium vorliegt, keine Verschmelzung der Kerne mehr eintritt, sondern beide bis zu ihrer Auflösung selbständig bleiben.

ist[1]). Zwischen diesem Vorkommnis und der so häufig zu beobachtenden dauernden Zweikernigkeit der ersten Embryonalzelle besteht eine vollkommene Analogie. Auch sind es in beiden Fällen die gleichen Bedingungen, welche entweder zur Ein- oder zur Mehrkernigkeit führen. Die durch Teilung entstehende Zelle wird einkernig, wenn die ihr zugeteilten Chromosomen so dicht zusammengelagert sind, daß sie entweder gleich von Anfang an eine gemeinsame Vakuole um sich erzeugen oder daß wenigstens die zunächst um die einzelnen Elemente auftretenden Bläschen noch vor ihrer vollen Ausbildung sich berühren und verschmelzen. Ist dagegen der Abstand der einzelnen Teile während dieser Bildungsperiode zu groß, so wird die Zelle dauernd mehrkernig. Ebenso ist es bei der Befruchtung; die beiden in der ersten Embryonalzelle vereinigten Kerne verschmelzen, wie wir nach den zahlreichen vorliegenden Erfahrungen behaupten dürfen, dann zu einem einzigen, wenn sie vor Überschreitung des Gerüststadiums aufeinander treffen; wird dieser Zeitpunkt versäumt, so bleiben sie, auch bei dichtester Aneinanderlagerung dauernd getrennt. Es ist also ein sehr nebensächliches und zufälliges Moment, von dem diese Verschiedenheiten abhängen, und so kommt es, daß wir eventuell in den Eiern eines und desselben Muttertieres beiden Zuständen begegnen.

Die große Bedeutung, welche dem Selbständigbleiben von Ei- und Spermakern für unsere Einsicht in die Schicksale des väterlichen und mütterlichen Chromatins zukommt, ist seit E. van Beneden's Entdeckung genügend gewürdigt worden. Daneben besitzt aber jenes Verhalten eine nicht minder große Wichtigkeit für unsere Auffassung vom Wesen des Kerns. Wenn es ganz gleichgültig ist, ob das Kernmaterial einer Zelle in einem Kern vereinigt ist, oder verteilt auf zwei oder mehrere Vakuolen, so folgt daraus, daß der gewöhnliche einfache „Kern" weder morphologisch noch physiologisch eine Einheit ist, sondern sozusagen nur ein gemeinsames Haus für eine Anzahl gleichwertiger, voneinander unabhängiger Bestandteile, die ihre Funktionen ebenso gut getrennt auszuüben vermögen. Diese selbständigen Teile sind die Chromosomen. Jeder solche Körper ist für sich allein imstande, einen Kern zu erzeugen, und nur ein solcher aus einem einzigen

1) Ich verweise in dieser Hinsicht auf Heft II dieser Studien, wo (pag. 57) derartige Fälle beschrieben und durch Fig. 45—47 (Tafel III) illustriert sind.

Chromosoma entstandener Kern ist eine (relative) Einheit. Derselbe besitzt alle Kernqualitäten ganz ebenso wie ein aus 2, 10 oder 200 Chromosomen entstandener Kern; und es ist sehr wahrscheinlich, daß ein solcher Kern mit nur einem Chromosoma — derselbe findet sich normaler Weise im unreifen Ei von Ascaris meg. (Typus VAN BENEDEN)[1]) — vollkommen zum Bestand einer jeden Zelle genügen würde, indem die Vielheit der Chromosomen nur durch deren individuelle Verschiedenheiten von Bedeutung zu sein scheint.

Des weiteren spricht die in Rede stehende Mehrkernigkeit meines Erachtens sehr energisch gegen die Anschauung, daß die Kerne für die Individualisierung des Protoplasmas zu einzelnen Zellen von centraler Bedeutung seien. Wäre der Kern oder ein Bestandteil desselben ein Centrum, welches einen bestimmten Bereich des Protoplasmas beansprucht, so müßte beim Vorhandensein mehrerer Kerne jeder einen solchen Anspruch erheben, und das Protoplasma müßte in eine entsprechende Anzahl von Territorien zerlegt werden, was nicht der Fall ist. Oder wenn man annehmen wollte, daß erst durch eine neue Teilung des Kerns die beiden Tochterkerne auf einige Zeit solche Herrscherkräfte erlangen, so müßte sich in einer solchen Zelle jeder Kern für sich teilen, und dann müßte die Abgrenzung erfolgen. Auch dies ist nicht der Fall. Vielmehr treten, ob die Zelle einen, zwei oder mehr Kerne besitzt, ganz unabhängig von diesen, zwei Pole auf, die sich nun die kontrahierten Chromosomen, so viele deren vorhanden sind und auf wie viele Lokalitäten dieselben auch zerstreut sein mögen, überallher zusammenholen, um dieselben auf 2 Gruppen zu verteilen.

Man könnte vielleicht noch den Einwand erheben, es handle sich eben in diesen Fällen von Mehrkernigkeit und speziell in der zweikernigen ersten Embryonalzelle nicht um vollkommene, ganze Kerne, sondern nur um „Halbkerne" etc., die erst in ihrer Gesamtheit alle Qualitäten des sonst vorhandenen einheitlichen Kerns repräsentieren und die sich aus diesem Grunde nicht jeder für sich teilen, sondern zusammen eine karyokinetische Figur erzeugen, wie sie einem gewöhnlichen einheitlichen Kern entspricht. Allein auch dieser Einwand ist nicht stichhaltig. Denn wir wissen von der Polyspermie (32, 13), von der Befruchtung kernloser Eifragmente (32, 16) und von den Erscheinungen, die ich unter der

1) Vergl. Zellenstudien, Heft I u. II.

Bezeichnung „partielle Befruchtung“ beschrieben habe, daß sich ein solcher „Halbkern“ auch allein ganz regulär zu teilen vermag, wenn ihm nur ein Teilungscentrum (Centrosoma) beigegeben ist. Dieses die Teilung beherrschende Organ kann, wie hieraus hervorgeht, nicht als Bestandteil des Kerns aufgefaßt werden.

10) Nachdem sich zuerst für diejenigen Eier, in denen die beiden Geschlechtskerne selbständig bleiben, der Nachweis hat führen lassen, daß die Chromosomen der ersten Furchungsspindel zum einen Teil rein väterlicher, zum anderen rein mütterlicher Abkunft sind, konnte neuerdings auch für einige Eier, in welchen die Kerne verschmelzen, ein Gleiches mit Sicherheit festgestellt werden. Es sind dies solche Fälle, in denen das väterliche Chromatin in Gestalt einer kompakten Kugel in das Eikernbläschen aufgenommen wird (Tiara) und wo dann das mütterliche Kerngerüst sich bereits zu isolierten Schleifen kontrahiert, noch ehe sich die väterliche Kernsubstanz aus ihrer Zusammenballung gelöst hat.

11) Dürfen wir demnach in den Variationen, welche uns die beiden Geschlechtskerne in ihren Beziehungen zu einander darbieten, lediglich verschiedene Erscheinungsformen eines prinzipiell überall gleichen gegenseitigen Verhaltens der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz erkennen, so weisen die Kernverhältnisse dagegen in anderer Hinsicht thatsächliche und wesentliche Unterschiede auf. Es giebt Fälle, in denen die für die erste Furchungsspindel bestimmten väterlichen Chromosomen, wie z. B. bei Tiara, direkt aus dem homogenen Chromatinkörper des Spermatozoon hervorgehen, und andere, wo sich aus den Elementen des Spermakopfes zunächst ein ruhender Kern entwickelt, der dann erst die Chromosomen so entläßt, wie sie für die erste Furchungsspindel beschaffen sein müssen (Ascaris meg., Pterotrachea etc.). Im ersteren Fall besitzen die aus dem Spermakopf hervorgehenden väterlichen Chromosomen sogleich den nämlichen Entwickelungszustand, wie die von dem Eikern gelieferten mütterlichen, im letzteren Fall entsprechen dieselben den im Ei verbleibenden Tochterelementen der zweiten Richtungsspindel und müssen noch, diesen ganz parallel, unter Einschaltung eines Ruhestadiums eine schon äußerlich sehr auffallende Veränderung erfahren, ehe sie in die erste Furchungsspindel aufgenommen werden. Besonders klar konnte das letztere Verhalten bei Ascaris meg. (vergl. die Arbeiten von E. van Beneden, Carnoy, Zacharias und mir) und bei Pterotrachea (siehe oben) verfolgt werden, wo

der homogene Chromatinkörper des Spermatozoon vor der Umbildung zum Gerüst in eine Anzahl von Stäbchen oder Schleifen zerfällt, die mit den Tochterelementen der zweiten Richtungsspindel in Größe, Form und Färbbarkeit übereinstimmen.

Es ist also sicher, daß das väterliche Chromatin, wie dasselbe ins Ei eingeführt wird, nicht überall auf gleicher Entwickelungsstufe steht, und diese Thatsache fordert zu einigen weiteren Betrachtungen auf. Zunächst ist zu erwähnen, daß die gedachten Unterschiede mit den bekannten Variationen zusammenfallen, welche hinsichtlich des Zustandes, in welchem das Ei befruchtet wird, bei verschiedenen Organismen bestehen. Spermatozoën mit gewissermaßen unreifen chromatischen Elementen finden wir in jenen Fällen, wo die Befruchtung v o r der Bildung der Richtungskörper erfolgt, wo also der Spermakern längere Zeit warten muß, ehe seine Beteiligung an den Entwickelungsprozessen beginnt; die andere Art von Spermatozoën ist dort vertreten, wo im Moment der Befruchtung schon ein ruhender Eikern vorhanden ist. Allein hier fragt es sich nun: Wie ist es in jenen Fällen, wo die Kopulation der Sexualzellen v o r u n d n a c h der Richtungskörperbildung erfolgen kann, wie ist es z. B. bei Echinus, wo die Spermaelemente nach den vorliegenden Angaben gewöhnlich in ein Gerüst übergehen, während in den von mir beobachteten Eiern aus dem homogenen Chromatinkörper sogleich die für die erste Furchungsspindel bestimmten Schleifen hervorgehen? Hier haben wir es ja sicherlich mit Spermatozoën zu thun, deren Elemente nicht nötig haben, im Ei noch ein Gerüststadium durchzumachen, und wenn sie dies doch unter Umständen thun, so müssen wir eben annehmen, daß diese Metamorphose — im Gegensatz zu dem durch Ascaris megalocephala repräsentierten Verhalten — keine Veränderung an ihnen hervorbringt.

Schließlich wäre noch in Erwägung zu ziehen, ob den in Rede stehenden Unterschieden Verschiedenheiten bei der Spermatogenese entsprechen könnten. In der That lassen sich in dem Verhalten der chromatischen Substanz der Spermatiden Variationen erkennen, welche sich vielleicht auf das verschiedene Verhalten des väterlichen Chromatins im Ei beziehen ließen. Während nämlich in den einen Fällen die Chromosomen, welche die Spermatiden bei ihrer Entstehung aus den Spermamutterzellen erhalten, zunächst in das Gerüst eines ruhenden Kernes übergehen, ballen sich dieselben in anderen Fällen, so nach den schönen Untersuchungen von E. van Beneden und Julin (5) bei Ascaris megalocephala,

direkt zu dem scheinbar homogenen Chromatinkörper des Spermatozoon zusammen, so daß man zu der Vermutung gelangen könnte, es müsse das in den letzteren Fällen ausgefallene Ruhestadium der Spermatiden nach der Überführung des Spermatozoon in das Eiprotoplasma hier nachgeholt werden. Allein unsere Übersicht über die hier in Betracht kommenden Verhältnisse ist noch viel zu gering, als daß wir zu einem solchen Schluß jetzt schon berechtigt wären.

12) Die vom Spermakern zur ersten Furchungsspindel gelieferten väterlichen Chromosomen stimmen in Zahl, Größe, Form und sichtbarer Struktur mit den aus dem Eikern stammenden mütterlichen Elementen überein.

Die Übereinstimmung in der Zahl der väterlichen und mütterlichen Chromosomen konnte bis jetzt in 11 Fällen mit Sicherheit festgestellt werden, und zwar bei einem Coelenteraten (Tiara), einem Echinodermen (Echinus), sechs Würmern (5 Nematoden und Sagitta) und drei Mollusken (Pterotrachea, Carinaria und Phillirhoë). In einigen weiteren Fällen, in denen eine Zählung nicht auszuführen war, ergab die Schätzung wenigstens annähernde Zahlenübereinstimmung, und es darf betont werden, daß wir keinen einzigen Fall kennen, für den ein verschieden großer Anteil der beiden Eltern an der chromatischen Kernsubstanz des Kindes mit nur einiger Wahrscheinlichkeit angenommen werden dürfte.

13) Die chromatischen Elemente der ersten Furchungsspindel und die der Richtungsspindeln stehen in einem nicht näher zu erklärenden Formenverhältnis zu einander, derart, daß die ersteren im Verhältnis zum Querschnitt meist über doppelt so lang sind als die letzteren. Wo wir in der Furchungsspindel „Schleifen" finden, zeigen die Richtungsspindeln häufig nur Stäbchen oder Körner.

III. Allgemeine Zahlenverhältnisse der Chromosomen.

14) Nachdem ich schon im vorstehenden einige auf die Zahl der Chromosomen bezügliche Gesetze erwähnt habe, will ich hier alles, was über diesen wichtigen Punkt aus dem Studium der Eireifung und Befruchtung gewonnen werden konnte, im Zusammenhang aufführen:

a) Für jede Spezies ist die Zahl der Chromosomen konstant, d. h. in den karyokinetischen Figuren homologer Zellen finden sich stets die gleichen Zahlen.

b) Dagegen bestehen zwischen den homologen Zellen verschiedener, selbst oft sehr nahe verwandter Organismen in der Zahl ihrer chromatischen Elemente die bedeutendsten Differenzen. Die bei der Eireifung und Befruchtung bis jetzt konstatierten Zahlen sind:

	in den Richtungsspindeln	in der Furchungsspindel
bei Ascaris megalocephala (Typ. van Beneden) . .	1	2
„ „ „ (Typ. Carnoy) . . .	2	4
„ Coronilla (sp. ?)	4	8
„ Spiroptera strumosa und Ophiostomum mucron.	6	12
„ Filaroides mustelarum	8	16
„ Echinus microtub. und Sagitta bipunctata .	9	18
„ Tiara (sp. ?)	14	28
„ Pterotrachea, Carinaria und Phyllirhoë . .	16	32

Es ist sicher, daß in anderen Fällen, z. B. bei Petromyzon Planeri, noch viel höhere Zahlen vorkommen.

c) Die Chromosomenzahl in der ersten Richtungsspindel ist gleich derjenigen in der zweiten Spindel.

d) Die Zahl der aus dem Eikern hervorgehenden Chromosomen ist gleich der Zahl der bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers dem Ei zugeteilten Elemente.

e) Ei- und Spermakern liefern für die erste Furchungsspindel die gleiche Zahl von Chromosomen.

f) Die erste Furchungsspindel enthält also doppelt so viele Chromosomen als jede Richtungsspindel und stets eine gerade Zahl, während in den Richtungsspindeln auch ungerade Zahlen vorkommen können.

g) Die Geschlechtszellen (Eier oder Spermatozoën) eines Organismus enthalten halb so viele Chromosomen als die erste Embryonalzelle, aus welcher dieser Organismus entstanden ist.

15) Wenn in dem sub 14a aufgeführten Satz die Konstanz der Chromosomen für die einzelnen Spezies betont wurde, so darf doch nicht unerwähnt bleiben, daß auch Ausnahmen vorkommen. Allein diese Ausnahmen sind da, wo sie bis zu ihrem ersten Auftreten zurück verfolgt werden konnten, nicht als willkürliche Abweichungen erschienen, in der Weise, daß das bestimmte, durch eine gewisse Zahl von Chromosomen typisch repräsentierte Kernmaterial auf einmal eine größere oder geringere Zahl von Elementen geliefert hätte, sondern es ließ sich nachweisen, daß dieselben stets durch irgend eine Irregularität in den karyokinetischen

Prozessen bedingt sind. So konnten bei Ascaris megalocephala (Typ. Carnoy)[1]) Furchungsspindeln mit 5 und 6, anstatt 4 Chromosomen konstatiert, zugleich aber der Nachweis geführt werden, daß diese überzähligen Elemente solche sind, welche in den Richtungskörpern fehlen. In ähnlicher Weise dürften, wie ich oben schon auseinandergesetzt habe, wohl auch die bei Echinus microtuberculatus konstatierten abnormen Zahlen zu erklären sein.

Aus diesen Irregularitäten geht vor allem hervor, daß eine bestimmte Zahl von Chromosomen nicht einmal für eine und dieselbe Spezies von Bedeutung ist.

Weiterhin sind dieselben dadurch von besonderer Wichtigkeit, daß sie einen Weg anzeigen, auf welchem sich die bei irgend einem Organismus gegebenen Zahlen verändern können, daß sie uns also eine Möglichkeit vor Augen stellen, wie die selbst bei sehr nahestehenden Tieren vorhandenen Zahlenverschiedenheiten entstanden sein können. Es wäre vorderhand zwecklos, solche Möglichkeiten näher auszuführen; doch scheint es mir in dieser Hinsicht aller Beachtung wert, daß unter den 8 verschiedenen Zahlen, die wir bis jetzt als bei der Befruchtung vorkommend kennen, 5 sind, welche eine sehr einfache Reihe darstellen, nämlich 1—2, 2—4, 4—8, 8—16, 16—32, eine Reihe, in der jedes Zahlenverhältnis aus dem nächst niedrigeren, durch einen sehr einfachen und thatsächlich vorkommenden Prozeß, nämlich eine sich plötzlich irgendwo einschaltende Teilung der Chromosomen ohne Zellteilung — wie in den Spermatocyten von Salamandra (Flemming, 24) — entstehen könnte.

Auch mag noch darauf hingewiesen werden, daß, wenn bei einer Spezies einmal sehr viele und verschiedenartige Irregularitäten vorkämen, diese sich wohl auf lange hinaus unter immer neuen Kombinationen erhalten müßten, so daß unter Umständen Fälle mit außerordentlich großer Variabilität der Chromosomenzahl zur Beobachtung kommen könnten, ohne daß selbst diese das Grundgesetz der Konstanz umzustoßen vermöchten, welches lautet: Es gehen aus jedem Kerngerüst so viele Chromosomen hervor, als in die Bildung desselben eingegangen sind. (Vergl. Zellen-Studien, Heft II, pag. 173.)

16) In dem sub 14g aufgeführten Satz ist ausgesprochen, daß in den Eiern und Spermatozoën nur halb so viele Chromosomen vorhanden sind als in der ersten Embryonalzelle, aus der sich

1) Vergl. Zellen-Studien, Heft II, pag. 171 ff.

dieselben ableiten. Es kommt also in der Generationenreihe der Keimzellen irgendwo zu einer Reduktion der ursprünglich vorhandenen Chromosomenzahl auf die Hälfte, und diese Zahlenreduktion ist demnach nicht etwa nur ein theoretisches Postulat, sondern eine Thatsache.

Wann die reduzierte Chromosomenzahl zuerst auftritt und wie die Reduktion zustande kommt, dafür besitzen wir noch sehr wenige Anhaltspunkte. Betrachten wir zunächst die Eibildung, so können wir nur den einen Satz als sicher und allgemein gültig aufstellen, daß die Reduktion spätestens im Keimbläschen erfolgen muß. Denn bei der Bildung der ersten Richtungsspindel kommen die Chromosomen bereits in der reduzierten Zahl zum Vorschein. Falls also WEISMANN (43) seine theoretisch postulierte Reduktion der Zahl der Ahnenplasmen mit dieser thatsächlichen Reduktion der Zahl der Chromosomen identifizieren will — was nicht notwendig ist — so muß er die Annahme, daß dieselbe durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers vermittelt werde, aufgeben [1]).

Dem sicheren Satz, daß die Zahlenreduktion nicht später als im Keimbläschen stattfindet, vermag ich nun, wenigstens für Ascaris megalocephala noch den weiteren anzureihen, daß die Reduktion auch nicht früher zu erfolgen scheint, und also wohl in dem sog. unreifen Ei, der Großmutterzelle des reifen, befruchtungsfähigen Eies zustande kommt. Ich schließe dies daraus, daß ich in den Eiröhren des Pferdespulwurms (Typ. CARNOY) bei den Teilungen der Keimzellen von der ersten bis zur letzten Generation stets 4 Schleifen gefunden habe, also die noch nicht reduzierte Zahl. Das Keimbläschen entsteht demnach aus 4 Chromosomen, und da dasselbe bei seiner Auflösung nur noch 2 besitzt, so muß während der Dauer seines Bestehens die Reduktion vor sich gegangen sein.

Obgleich ich wegen Mangels an gut konserviertem Material die Schicksale der chromatischen Substanz im Keimbläschen nicht

1) Wie PLATNER (38, pag. 140) dazu kommt, zu behaupten, daß durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl zustande komme, ist mir nicht verständlich. Noch viel weniger aber verstehe ich, wie er mich selbst als Gewährsmann für diese Behauptung anführen kann, nachdem ich doch gerade das Gegenteil als ein Hauptergebnis meiner Untersuchungen über Eireifung betrachte und dies mehrfach und, wie mir scheint, deutlich genug zum Ausdruck gebracht habe.

genauer verfolgt habe, ist mir doch eine Eigentümlichkeit aufgefallen, welche sich vielleicht auf die Reduktion beziehen ließe. Ich habe nämlich sehr häufig in solchen Keimbläschen, welche bereits die beiden vierteiligen, für die erste Richtungsspindel bestimmten Chromosomen erkennen ließen, neben diesen noch zwei viel kleinere, kugelige, ganz ebenso intensiv färbbare Körperchen gefunden, welche später auf eine mir noch unbekannte Weise verschwinden [1]).

Man könnte diese beiden Gebilde als degenerierte Chromosomen ansehen, und die Reduktion käme, falls diese Deutung richtig wäre, dadurch zustande, daß die Hälfte der Chromosomen durch Atrophie zu Grunde geht.

Ich betone, daß es sich hierbei vorderhand lediglich um eine Vermutung handelt, die ich hauptsächlich deshalb an dieser Stelle schon ausspreche, weil sie vielleicht dem einen oder anderen Forscher bei der Untersuchung eines günstigen Objektes als Fingerzeig dienen könnte. Es ist ja bereits von den Keimbläschen vieler Eier berichtet worden, daß ein Teil ihrer chromatischen Substanz nicht in die erste Richtungsspindel aufgenommen wird, sondern im Protoplasma sich auflöst; hier scheint also ein Vorgang von weitester Verbreitung vorzuliegen, den von einem bestimmten Gesichtspunkt aus auf seine Bedeutung zu untersuchen sich wohl verlohnen dürfte.

Was die Verminderung der Chromosomenzahl in den männlichen Geschlechtszellen anbelangt, so besitzen wir hierüber bereits zwei ganz bestimmte Angaben.

Die eine derselben stammt von van Beneden und Julin (5). Wie van Beneden in der Bildung der Richtungskörper einen Vorgang erkennen zu müssen glaubte, welcher den Zweck hat, aus dem Ei die männliche Kernsubstanz zu entfernen, so suchte er, gemeinsam mit Julin, auch für die männlichen Geschlechtszellen einen ähnlichen Prozeß nachzuweisen, mit dem Zweck, die weiblichen Elemente zu beseitigen. Die gemeinsamen Untersuchungen der genannten Autoren über die Spermatogenese bei Ascaris megalocephala führten denn auch zu dem Resultat, daß in den männlichen Keimzellen, bei deren frühesten Teilungen 4 Chromosomen nachweisbar sind, successive 2 von diesen Schleifen als „corpuscules résiduels" ausgestoßen werden, so daß schließlich nur 2 noch übrig

1) Herr Prof. M. Nussbaum in Bonn hat, wie er mir auf der Heidelberger Naturforscher-Versammlung mitteilte, diese Körperchen gleichfalls gesehen.

bleiben — ein Vorgang, der demnach vollkommen auf die hier besprochene Zahlenreduktion passen würde.

Ich glaube jedoch auf Grund eigener Untersuchung der Spermatogenese von Ascaris megalocephala behaupten zu dürfen, daß die beiden belgischen Autoren sich in der Deutung ihrer Beobachtungen geirrt haben. Ich kann sowohl das Vorhandensein der corpuscules résiduels (dieselben finden sich übrigens auch in den Eiröhren) als auch das Vorkommen von zweierlei Teilungsfiguren: der einen mit 4, der anderen mit 2 Chromosomen bestätigen. Allein dafür, daß die corpuscules résiduels aus den karyokinetischen Figuren ausgestoßene Chromosomen wären, konnte ich niemals den geringsten Anhaltspunkt finden; und, was wichtiger ist, die durch verschiedene Chromosomenzahl unterschiedenen Teilungsfiguren kommen nicht in ein und derselben Hodenröhre vor, sondern entsprechen den beiden durch ihre Elementzahl charakterisierten Pferdespulwurm-Varietäten, die ich als Typus Carnoy und Typus van Beneden unterschieden habe. In den Hodenröhren des Typus Carnoy finde ich nur Teilungsfiguren mit vier Chromosomen, in denen des Typus van Beneden nur solche mit zweien. Die Spermatogonien, aus deren jeder durch zweimalige Teilung schließlich 4 Spermatozoen hervorgehen, erhaltem demnach bei ihrer Bildung die noch nicht reduzierte Zahl von Chromosomen zugeteilt, und erst wenn sie selbst sich teilen, finden wir die Reduktion vollzogen: es zeigen sich beim Typus Carnoy (auf welchen sich die Beschreibung dieser Vorgänge bei van Beneden und Julin bezieht) zwei Elemente, beim Typus van Beneden ein einziges. Ich muß also für die Spermatogenese des Pferdespulwurms annehmen, daß die Reduktion in den Großmutterzellen der Spermatozoën vor sich geht, wie im weiblichen Geschlecht in den Großmutterzellen der Eier, und dies ist um so wahrscheinlicher, als sich bei den Spulwürmern Ei- und Spermabildung bis ins kleinste Detail entsprechen.

Außer van Beneden und Julin hat ganz neuerdings Platner (38) Angaben über eine Chromosomenreduktion bei der Spermatogenese gemacht, und zwar für Mollusken und Lepidopteren. Er sagt (pag. 139): „Bei der letzten Teilung der Spermatocyten findet eine Reduktion der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl statt. Diese wird dadurch bewirkt, daß das Ruhestadium nach der vorhergehenden Teilung übersprungen wird." — Da nun aber beim Ausfallen des Ruhestadiums zwischen zwei Teilungen gerade umgekehrt die Zahl der Chromosomen in beiden die gleiche sein muß,

— wie bei der Richtungskörperbildung — so bleibt der Sinn des PLATNER'schen Ausspruches einstweilen dunkel.

IV. Die chromatische Substanz bei der Parthenogenese und die Bedeutung der Richtungskörper.

17) Im engsten Zusammenhang mit den erörterten Zahlenverhältnissen steht die Frage nach dem Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Parthenogenese. Mit dem Ausfallen der Befruchtung bleiben dem Ei, abgesehen von anderen Dingen, eine bestimmte Anzahl von Chromosomen vorenthalten, welche sonst das Spermatozoon liefert und durch welche die Zahl der im Ei vorhandenen Elemente verdoppelt wird. Wenn wir nun auch — nach unseren experimentellen Erfahrungen über die Befruchtung — weder annehmen dürfen, daß die vom Spermatozoon gelieferten Chromosomen ihrer Qualität nach für die Entwickelung unerläßlich seien, noch, daß die durch die Befruchtung hergestellte bestimmte Menge von chromatischer Substanz zu einer regulären Entwickelung notwendig sei, so dürfen wir doch behaupten, daß, wenn die Chromosomenverdoppelung, bei sonst völlig gleichem Fortgang aller Vorgänge, im Laufe mehrerer Generationen unterbliebe, die chromatische Substanz dadurch immer mehr, bis schließlich auf ein Chromosoma, vermindert werden müßte. Denn wie die an den Eiern der verschiedensten Tiere gewonnenen Resultate lehren, besitzt das reife Ei stets nur die Hälfte ebensolcher Chromosomen als die erste Embryonalzelle, von der es abstammt. Wird also bei der parthenogenetischen Entwickelung eines Individuums das reife Ei direkt zur ersten Embryonalzelle, ohne daß für die mangelnden väterlichen Chromosomen hier oder später ein Ersatz eintritt, so muß in den Geschlechtszellen dieses Individuums die Chromosomenzahl bereits auf die Hälfte der normalen Zahl sinken und sie wird bei fortgesetzter Parthenogenese von einer Generation auf die nächste immer wieder um die Hälfte abnehmen müssen.

Um dies zu verhindern, d. h. also jenen Stand zu erhalten, der bei der geschlechtlichen Fortpflanzung durch den Spermakern für jede Generation wiederhergestellt wird, sind verschiedene Modi denkbar und allem Anschein nach auch verwirklicht. Einer derselben hängt offenbar mit dem von BLOCHMANN (6) und WEISMANN und ISCHIKAWA (44, 45) für mehrere Fälle parthenogenetischer Entwickelung nachgewiesenen Fehlen des zweiten

Richtungskörpers zusammen, und es fragt sich also, wie dadurch, daß der zweite Richtungskörper nicht gebildet wird, die Spermachromosomen ersetzt werden können.

Darauf ist nun zu antworten, daß ein — abgesehen von den Qualitäten — vollkommener Ersatz für die väterlichen Chromosomen dadurch erreicht werden könnte, daß der zweite Richtungskörper zwar sich bilden, aber wieder mit dem Ei verschmelzen würde. Denn 1) besitzt der zweite Richtungskörper genau ebenso viele Chromosomen wie das Ei und also auch wie das Spermatozoon, und 2) sind dieselben denen des reifen Eies und des Spermatozoon völlig gleichwertig, wie sich daraus ergiebt, daß sie, falls sie abnormerweise im Ei zurückgehalten werden, sich ganz ebenso an der Entwickelung beteiligen wie die normalen Ei- und Spermaelemente (vergl. Zellen-Studien, Heft I und II).

Es ist nun klar, daß derjenige Kernbestand, der durch eine Wiederverschmelzung des zweiten Richtungskörpers mit dem Ei erzielt würde, in einfacherer Weise dadurch erreicht werden kann, daß die für den zweiten Richtungskörper bestimmten Chromosomen gar nicht ausgestoßen werden. Es genügt, wenn dadurch, daß die nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers im Ei verbleibenden Chromosomen sich in der gewöhnlichen Weise in je zwei Hälften spalten, einerseits die typischen Kernelemente des reifen Eies, andererseits diejenigen des zweiten Richtungskörpers geschaffen werden; — weiter braucht der Teilungsakt nicht zu gehen, vielmehr können die beiderlei Elemente sofort zur Bildung eines einheitlichen ersten Furchungskerns zusammentreten.

Schon vor zwei Jahren — im I. Heft dieser Studien, pag. 74 — habe ich die Entdeckung von Blochmann und Weismann in dieser Weise gedeutet[1]; ich füge heute hinzu, daß mir, nachdem sich die Bildung der Richtungskörper bei den verschiedensten Tieren als typische Karyokinese herausgestellt hat, eine andere Deutung gänzlich ausgeschlossen erscheint. Auch will ich noch

1) Der an der angeführten Stelle ausgesprochene Satz: „Die Parthenogenese beruht auf einer Befruchtung durch den zweiten Richtungskörper" ist noch unter dem Einfluß der Lehre geschrieben, daß das Wesen der Befruchtung in der Vereinigung von Ei- und Spermakern begründet sei, und deckt sich also nicht mehr mit den Vorstellungen, welche ich seither über die Bedingungen der Befruchtung geäußert habe.

hervorheben, wie sich die vorgetragene Auffassung an manches andere sehr befriedigend anschließt.

Zuerst mag die morphologische Erklärung der Richtungskörperbildung zu Wort kommen. Nachdem zuerst MARK (35)[1]) den zweiten Richtungskörper und die Teilstücke des ersten als Abortiveier angesprochen hat, ist später BÜTSCHLI (18) unabhängig davon, auf Grund phylogenetischer Erwägungen, zu dem gleichen Ergebnis gelangt, und ich selbst (11) glaube dann diese Lehre, der auch O. HERTWIG (31) und DAVIDOFF (21) die größte Wahrscheinlichkeit zuerkennen, weiter ausgebaut und begründet zu haben. Durch die Aufstellung des WEISMANN'schen „Zahlengesetzes der Richtungskörper" schien dieser Auffassung ein empfindlicher Stoß versetzt zu sein; denn fast unwillkürlich mußte die Thatsache, daß der von befruchteten Eiern ausgestoßene zweite Richtungskörper bei parthenogenetischen fehlt, zu der Vorstellung hindrängen, der zweite Richtungskörper enthalte in irgend einer Weise Bestandteile, welche ausgestoßen werden, um dem Spermatozoon Platz zu machen: seien diese Auswürflinge nun, wie WEISMANN annimmt, Ahnenplasmen, um diese nicht ins Unendliche zu vermehren, seien sie, wofür sie E. VAN BENEDEN (4) auch neuerdings noch in Anspruch genommen hat, männliche Elemente, welche durch das Spermatozoon ersetzt werden.

Solche Bedenken gegen die morphologische Hypothese sind jedoch der von mir gegebenen Deutung des Vorganges gegenüber hinfällig. Denn nach dieser Auffassung fehlt ja die zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führende Teilung nicht eigentlich[2]), sondern sie ist nur so weit rückgebildet, daß dadurch direkt ein Zustand erreicht wird, wie er durch eine Wiedervereinigung des zweiten Richtungskörpers mit dem Ei erzielt werden müßte. Der Vorgang läßt sich also, von dem in

1) Als ich meinen Aufsatz: „Über die Bedeutung der Richtungskörper" schrieb, war mir die — meines Wissens nirgends erwähnte — MARK'sche Hypothese noch nicht bekannt.

2) Ich verweise hier auf die im I. Heft (pag. 70 ff.) zusammengestellten Beobachtungen über Rückbildung der Zellteilung, aus denen hervorgeht, daß zwischen solchen Fällen, wo zwei aus einer gemeinsamen Mutterzelle entstandene Zellen wieder verschmelzen, und solchen, wo sich die einzelnen Chromosomen ohne Zusammenhang mit einer Kern- und Zellteilung halbieren, Übergänge bestehen, auf Grund deren wir das letztere Verhalten als eine auf Vereinfachung abzielende Rückbildung des ersteren aufzufassen haben.

Rede stehenden morphologischen Standpunkt aus betrachtet, ganz ungezwungen so deuten, daß das mit dem Namen „zweiter Richtungskörper" bezeichnete abortive Ei, welches als phylogenetische Reminiscenz jeder Ovogenese anhaftet, im Falle parthenogenetischer Entwickelung eine Verwendung findet, zu welcher es eben durch seine Kernqualitäten zufällig befähigt ist. Ich sage „zufällig" in dem Sinne, als es mir ein Zufall zu sein scheint, daß sich für ein an sich ganz bedeutungsloses rudimentäres Gebilde eine Gelegenheit ergiebt, wieder eine Funktion zu übernehmen; dagegen ist es nicht zufällig, sondern nach der morphologischen Hypothese sogar notwendig, daß die Kernsubstanz des zweiten Richtungskörpers die Fähigkeit besitzt, die fehlenden Spermachromosomen zu ersetzen; denn sie ist ja Kernsubstanz eines verkümmerten „reifen" Eies, von der gleichen Qualität also wie die des funktionierenden Eies und demnach auch gleichwertig derjenigen des Spermatozoon. So kann das Fehlen des zweiten Richtungskörpers in gewissen Fällen parthenogenetischer Entwickelung geradezu als Stütze für die morphologische Deutung der Richtungskörperbildung angesehen werden.

Ein weiterer Punkt, auf den ich aufmerksam machen möchte, ist folgender. Da der Vorgang, durch welchen der zweite Richtungskörper gebildet wird, eine ganz gewöhnliche Zellteilung ist, so ist das Ei vor der Ausstoßung dieses Körpers die Mutterzelle des sog. reifen Eies. Nach Weismann's Vorstellung begänne die Embryonalentwickelung im Falle der Parthenogenese direkt an dieser Eimutterzelle, oder mit anderen Worten: es wäre bei parthenogenetischer Entwickelung eine andere Zellgeneration „Ei" als beim Eintreten der Befruchtung. Auch diese meines Erachtens bedenkliche Konsequenz wird durch die von mir gegebene Deutung vermieden.

Endlich erwähne ich, wie es vollkommen der Auffassung der Parthenogenese als einer erst sekundär, durch Ausfallen der Befruchtung entstandenen Einrichtung entspricht, wenn sich bei derselben eine Erscheinung findet, die als Rückbildung eines bei der sexuellen Fortpflanzung bestehenden Vorganges gedeutet werden muß.

Die Richtigkeit der vorgetragenen Anschauung wäre nun durch genaue Analyse der chromatischen Substanz bei der Reifung eines parthenogenetischen Eies, welches nur einen Richtungskörper bildet, zu prüfen. Denn auch bei weitestmöglicher Rückbildung des von mir angenommenen Vorganges muß doch wenigstens noch

eine Halbierung der von der ersten Richtungsspindel her im Ei verbleibenden Chromosomen nachweisbar sein[1]). Ich habe versucht, durch Untersuchung parthenogenetischer Daphnideneier hierüber ins klare zu kommen. Allein die Bedingungen sind hier so ungünstig, daß ich bis jetzt nichts habe ermitteln können. Ich muß mich deshalb einstweilen damit begnügen, eine andere, ganz zufällige und sehr fragmentarische Beobachtung anzuführen, welche mit unserer Frage in Zusammenhang zu stehen scheint.

Bei meinem Aufenthalt in Neapel während des Winters 1888 fand ich Ende Februar im Auftrieb eine Eierschnur von Pterotrachea mit etwa 20 Eiern, die ich abtötete, als die Betrachtung derselben im lebenden Zustand die Ausbildung von Ei- und Spermakern vermuten ließ. In der That waren in den ältesten Eiern zwei ruhende Kerne vorhanden, welche unbedenklich als Ei- und Spermakern angesprochen worden wären, wenn sich nicht folgende Besonderheiten gezeigt hätten: 1) die fraglichen Eier hatten nur einen einzigen Richtungskörper gebildet; 2) zwischen den beiden Kernen fand sich eine an „Verbindungsfasern" erinnernde Streifung und neben jedem Kern an der dem anderen abgewandten Seite eine verschwommene Strahlung. Durch Vergleichung mit den jüngeren Eiern ließ sich nun, diesem Befunde entsprechend, außer Zweifel stellen, daß die beiden Kerne aus einer karyokinetischen Teilung ihre Entstehung genommen hatten, indem diese jüngeren Eier an Stelle der Kerne eine karyokinetische Figur mit zwei Tochterplatten enthielten. Auch diese Eier hatten nur e i n e n Richtungskörper gebildet. Die Teilungsfigur im Ei zeigte zu demselben stets in der Weise Beziehungen, daß sie ausnahmslos in der Nähe desselben ihre Lage hatte und daß bei radialer Stellung ihrer Achse diese mit dem Richtungskörper in eine Gerade fiel. Die Zahl der Chromosomen in jeder Tochterplatte konnte annähernd auf 16 bestimmt werden. Es kann nach diesen Thatsachen keinem Zweifel unterliegen, daß diese karyokinetische Figur nichts anderes ist als die z w e i t e R i c h t u n g s s p i n d e l, die aber, wie die weiter entwickelten Eier lehren, nicht zu einer Zell-

1) Ich will nicht unterlassen zu bemerken, daß der gleiche Effekt, wie durch die besprochene Rückbildung der z w e i t e n Teilung, ebenso gut und ohne Änderung der gezogenen Folgerungen durch eine Rückbildung der e r s t e n erreicht werden kann, was ich nicht näher auszuführen brauche. In diesem Fall müßte sich eine Verdoppelung der Chromosomen v o r der Ausbildung der einzigen Richtungsspindel feststellen lassen.

teilung: zur Bildung eines zweiten Richtungskörpers führt, sondern deren beide Tochterplatten im Ei verbleiben und sich zu ruhenden Kernen umbilden, einem normalen Eikern und einem zweiten, abnormen Eikern (Kern des zweiten Richtungskörpers). Diese Abnormität wird nun dadurch bedeutungsvoll, daß in allen Eiern der Kette ein Spermakern, dessen Anwesenheit einer sorgfältigen Untersuchung nicht entgehen kann, fehlte. Es ist deshalb sehr naheliegend, beide Erscheinungen miteinander in Verbindung zu bringen und zu schließen: das Fehlen des Spermatozoon veranlaßt das Ei, die Bildung des zweiten Richtungskörpers auf die Teilung des Kerns zu beschränken, die Zellteilung aber zu unterdrücken, so daß der Kern des zweiten Richtungskörpers im Ei verbleibt. Eine derartige Reaktion des Eies auf den Mangel des Spermatozoon müßte aber wohl einen Zweck haben, und dieser könnte kein anderer sein als der, eine parthenogenetische Entwickelung einzuleiten. — Etwas weiteres läßt sich vorderhand nicht sagen, und ich hebe also nur hervor, daß die besprochenen Eier genau das Verhalten repräsentieren, welches man, meiner Meinung nach, für die parthenogenetischen Eier mit nur einem Richtungskörper erwarten muß.

Obgleich nun ohne Zweifel die Zurückhaltung des zweiten Richtungskörpers in dem zu parthenogenetischer Entwickelung bestimmten Ei der einfachste Weg ist, um die väterlichen Chromosomen zu ersetzen, so ist er doch nicht der einzige. Wie Blochmann (7, 8) für die fakultativ parthenogenetischen Eier der Honigbiene und Platner (37) für diejenigen von Liparis dispar nachgewiesen haben, werden hier im Falle parthenogenetischer Entwickelung genau ebenso wie bei eintretender Befruchtung zwei primäre Richtungskörper gebildet.

Wir müssen also für diese Fälle annehmen, daß die Eier, falls sie nicht befruchtet werden, ihre Entwickelung mit der Hälfte der bei eintretender Befruchtung vorhandenen Chromosomenzahl beginnen, und daß die hiermit eingeleitete Verminderung erst in dem parthenogenetisch sich entwickelnden Organismus selbst, bezw. lediglich in den Geschlechtszellen desselben ausgeglichen wird. Zu diesem Zweck scheinen mir zwei Möglichkeiten denkbar, nämlich einmal die, daß, ganz ähnlich wie bei dem Ersatz durch den zweiten Richtungskörper, eine Zellteilung bis auf die Verdoppelung der Chromosomen rückgebildet wird, und zweitens die, daß die normale Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte in dem parthenogenetisch sich entwickelnden Organismus unterbleibt.

Blochmann hat darauf aufmerksam gemacht, daß — nach den bisherigen Erfahrungen — aus jenen parthenogenetischen Eiern, welche nur einen Richtungskörper bilden, weibliche Tiere hervorgehen, aus denen mit zweien männliche, und er erhofft hieraus Aufklärung über die Faktoren, welche das Geschlecht bestimmen. Ich halte diese Hoffnung für eine trügerische. Daß zwischen der Zahl der Richtungskörper und dem Geschlecht keine Beziehung besteht, lehrt ja schon das Bienenei allein; es wäre also auf Grund der in Rede stehenden Differenzen bei parthenogenetischen Eiern nur denkbar, daß die Menge der in der ersten Embryonalzelle enthaltenen Chromosomen auf das Geschlecht von bestimmendem Einfluß sei, daß bei geringer Chromosomenzahl Männchen, bei größerer Weibchen entstehen. Allein daß auch in dieser Hinsicht kein durchgreifendes Gesetz vorliegt, sehen wir daraus, daß in befruchteten Eiern, mögen aus denselben nun Männchen oder Weibchen hervorgehen, stets die gleiche Zahl von Chromosomen beobachtet wird [1]).

Ich möchte deshalb die Thatsache, daß die parthenogenetischen Eier von Apis und Liparis zwei, die der Aphiden, Daphniden etc. nur einen Richtungskörper bilden, anstatt mit dem Geschlechtsunterschied der hier und dort entstehenden Individuen, eher damit in Zusammenhang bringen, daß die ersteren Eier nur fakultativ, die letzteren stets parthenogenetisch sind. Für jene bleibt es bis ganz zuletzt unentschieden, ob ein Spermatozoon kommt oder nicht, es ist also verständlich, wenn sie sich unter allen Umständen so präparieren, wie es dem phylogenetisch älteren Verhalten — der eintretenden Befruchtung — entspricht, wogegen es bei den anderen ebenso begreiflich ist, daß sie sich gleich für das Ausbleiben des Spermatozoon einrichten.

Es hätte sich allerdings im Ei von Apis und Liparis zwischen der Bildung des zweiten Richtungskörpers und der Befruchtung ein Abhängigkeitsverhältnis ausbilden können, derart, daß der zweite

---

1) Man könnte hiergegen vielleicht einwenden, daß wir von befruchteten Eiern, deren Chromosomen wir zählen, im allgemeinen nicht wissen können, ob aus denselben männliche oder weibliche Tiere entstanden wären. Allein zu der oben stehenden Behauptung genügt es vollkommen, wenn bei einer so kolossalen Menge von Eiern, wie sie von Ascaris meg. beobachtet worden ist, Konstanz der Chromosomenzahl nachgewiesen werden konnte.

Richtungskern nur im Fall der Anwesenheit eines Spermakerns ausgestoßen würde, beim Mangel desselben dagegen an der Entwickelung teilnähme. Allein die theoretische Möglichkeit einer solchen Reaktion macht die versuchte Erklärung nicht weniger wahrscheinlich.

Ich bemerke schließlich, daß die Hypothese WEISMANN's über die Bedeutung des zweiten Richtungskörpers durch die Entdeckung parthenogenetischer Eier mit zwei Richtungskörpern nicht widerlegt wird. Was ich selbst soeben zur Erklärung dieses Vorkommnisses angeführt habe, kann — mutatis mutandis — auch von WEISMANN für seine Hypothese geltend gemacht werden. Da dieselbe, indem sie die verschiedene Zahl der Richtungskörper mit einer Chromatinreduktion in Zusammenhang bringt, meiner Meinung nach auf einem ganz richtigen Grundgedanken ruht, dürfte sie direkt überhaupt schwer zu widerlegen sein, und es wird sich also darum handeln, ihr eine andere gegenüberzustellen, welche dem gesamten in Betracht kommenden Thatsachenkreis besser enspricht.

Eine solche nach allen Richtungen befriedigende Hypothese scheint mir diejenige zu sein, welche die Richtungskörper als rudimentäre Eier, bezw. Eimutterzellen betrachtet und die ich kurz als die „phylogenetische" oder „Ei-Hypothese" bezeichnen will. Nachdem ich oben die Verträglichkeit dieser Hypothese mit den Vorgängen im parthenogenetischen Ei nachgewiesen habe, mögen hier noch einige Betrachtungen über die Berechtigung derselben im allgemeinen und über ihr Verhältnis zu anderen Deutungen der Eireifungsprozesse Platz finden. Man hat die in Rede stehende Hypothese als eine „morphologische" bezeichnet, und es wird dadurch der Anschein erweckt, als sei dieselbe ganz irrelevant für eine eventuelle physiologische Erklärung der Richtungskörperbildung, ja als bedürfe dieser Vorgang auch für denjenigen, der jene „morphologische" Deutung annimmt, noch einer physiologischen Erklärung. Besonders scharf kommt diese Auffassung zum Ausdruck in WEISMANN's Schrift: „Über die Zahl der Richtungskörper etc.", wo dieser Forscher (pag. 8) sich mißbilligend darüber äußert, daß O. HERTWIG in seinem Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte der BÜTSCHLI'schen (Ei-)Hypothese vor der MINOT'schen den Vorzug gegeben habe, obgleich die beiden gar keine entsprechenden Gegensätze seien: die erstere sei eine rein morphologische, die letztere eine rein physiologische Hypothese.

Ich vermag den in dieser Äußerung sich kundgebenden Standpunkt nicht zu teilen. Denn was zunächst den eben erwähnten konkreten Fall betrifft, so finde ich, daß die beiden bei O. Hertwig angeführten Hypothesen in der That insofern als Gegensätze behandelt zu werden verdienen, als derjenige, der die eine acceptiert, fast mit Notwendigkeit die andere verwerfen muß; und ganz allgemein bin ich der Meinung, daß die Ei-Hypothese nicht nur als eine morphologische, sondern mit gleichem Recht auch als eine physiologische bezeichnet werden darf, indem dieselbe, so wie sie ist, jede weitere physiologische Deutung, wenn nicht ausschließt, so doch überflüssig macht. Denn die Bezeichnung eines organischen Gebildes als rudimentär schließt unmittelbar eine ganz bestimmte und vollkommen ausreichende physiologische Erklärung für das Vorhandensein desselben ein.

Um dies an einem Beispiel zu erläutern, so können wir für die Griffelbeine des Pferdes eine physiologische Funktion durchaus nicht nachweisen, ja im Gegenteil wohl behaupten, daß diese Knochenstücke ohne irgend einen Nachteil für das Pferd auch fehlen könnten. Nachdem wir dieselben aber als rudimentäre Metacarpalien, bezw. Metatarsalien erkannt haben, ist uns damit für ihr Vorhandensein eine ganz bestimmte und völlig erschöpfende physiologische Erklärung gegeben, welche lautet: es sind diese Knochen die Reste von Zehen, deren physiologische Bedeutung bei gewissen Vorfahren der Pferde darin bestanden hat, zur Stütze des Körpers beizutragen, und die, trotzdem sie außer Gebrauch gesetzt worden sind, darum noch heute angelegt werden, weil in der embryonalen Mechanik die Bildung eines jeden Organs so eng mit derjenigen anderer Organe verflochten ist, daß das eine — notwendige — nicht entstehen kann, ohne daß auch das andere — überflüssig gewordene — noch daneben, wenn auch in immer rudimentärerem Zustand, hervorgebracht wird.

Das in dieser Nachwirkung sich äußernde Gesetz, das man als das Gesetz der „organischen Trägheit" bezeichnen könnte, gilt selbstverständlich in gleicher Weise, ja noch strenger, wenn wir anstatt nutzlos gewordener Organe überflüssig gewordene Zellen betrachten; und so genügt dasselbe auch, um die Bildung der Richtungskörper, deren ursprünglicher physiologischer Wert als der von Eiern durch ihre Beziehungen zum jetzigen Ei im höchsten Grade wahrscheinlich ist, in vollkommen befriedigender Weise zu erklären.

Auch ist diese Erklärung für die Richtungskörper nicht einmal

dem Einwand ausgesetzt, den man sonst vielfach gegen eine derartige Deutung in ihrer Funktion unklarer Organe als bloßer phylogenetischer Reminiscenzen machen kann, dem Einwand nämlich, daß ein solches rudimentäres und zweckloses Gebilde doch wohl längst vollkommen verschwunden sein müßte. Denn solange sich der erste Richtungskörper noch teilt — ein Vorgang, dessen gegenwärtige Zwecklosigkeit niemand leugnen wird und der deshalb nur als Reminiscenz gedeutet werden kann — so lange dürfen wir uns auch für die Bildung der Richtungskörper selbst mit dieser Erklärung begnügen.

Freilich muß hervorgehoben werden, daß die Möglichkeit einer neuen Funktion für die rudimentär gewordenen Eier, bezw. Eimutterzellen unbedingt zuzugeben ist. Wie das Quadratbein, nachdem es bei den Säugetieren als Kieferknochen außer Funktion getreten ist, als Bestandteil des schallleitenden Apparats für das Gehörorgan Verwendung findet, so könnten auch die Abortiveier eine neue Funktion übernehmen (so nach meiner Ansicht der zweite Richtungskörper in gewissen Fällen parthenogenetischer Entwickelung); oder es könnte die Bildung der Richtungskörper zur Entfernung gewisser Stoffe aus dem bleibenden Ei benutzt werden, worauf ja die sog. physiologischen Deutungen des Vorganges zumeist hinauslaufen.

Allerdings ist dabei zu bemerken, daß diese Auswurf-Hypothesen bisher alle ohne Beachtung, ja eher mit einer gewissen Verachtung jener phylogenetischen Hypothese aufgestellt worden sind, in einer Weise, gegen welche meines Erachtens sehr schwerwiegende Bedenken erhoben werden müssen. Denn — um nur eines zu erwähnen — nachdem es völlig sicher ist, daß die Bildung eines jeden Richtungskörpers durch eine typische Zellteilung geschieht, die Richtungskörper also Zellen sind, müssen die Anhänger der von Minot, van Beneden und Weismann aufgestellten Theorien den Vorgang so ansehen, daß ein Zellenindividuum gebildet wird, lediglich zu dem Zweck, daß das Mutter- resp. Schwesterindividuum dadurch Gelegenheit findet, sich eines ihm unbrauchbaren Bestandteils zu entledigen: eine Annahme, die auf mich den gleichen Eindruck macht, wie wenn ich mir vorstellen sollte, daß ein Frosch, um seinen Larvenschwanz zu beseitigen, sich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung in ein vorderes und ein hinteres Individuum teilen müßte, von denen dann das letztere mit dem Schwanze zu Grunde ginge.

Dagegen könnte, wie gesagt, in Anlehnung an die Ei-

hypothese in der That angenommen werden, daß an Stelle der ursprünglich gleichartigen Verteilung der einzelnen Zellbestandteile eine ungleiche getreten ist, nicht nur der Masse, sondern auch der Qualität nach, daß die Richtungskörper z. B. an Stelle einer für eine Eimutterzelle oder ein Ei notwendigen Kernsubstanz eine andersartige, welche dadurch aus dem bleibenden Ei entfernt werden soll, zugeteilt erhalten. Allein derartige Annahmen müßten sich nicht allein einer Prüfung auf ihre Verträglichkeit mit der phylogenetischen Hypothese unterziehen, sondern sie müßten auch durch irgend welche Thatsachen — z. B. durch nachweisbare Verschiedenheiten der in den Richtungskörpern enthaltenen Substanzen von den im Ei zurückbleibenden — postuliert sein. Denn daß Richtungskörper überhaupt gebildet werden: diese Thatsache allein rechtfertigt jene Hypothesen nicht.

Betrachten wir die aufgestellten physiologischen Theorien nun von diesen Gesichtspunkten aus, so ergiebt sich zunächst als durchaus verträglich mit der phylogenetischen Hypothese die Annahme Weismann's, daß durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers die Zahl der Ahnenplasmen auf die Hälfte vermindert werde. Denn eine solche „Reduktionsteilung" könnte, da sie für beide Tochterzellen die gleiche Art von Kernplasma möglich macht, schon bestanden haben zu jener Zeit, wo der zweite Richtungskörper noch Ei war. Allein wir haben oben gesehen, daß nicht der geringste Anhaltspunkt vorliegt, auf Grund dessen der in Rede stehenden Teilung eine solche Bedeutung zugeschrieben werden könnte. Selbst zugegeben, daß eine Reduktion im Sinne Weismann's stattfinden müsse, zeigt die Teilung, welcher das reife Ei und der zweite Richtungskörper ihre Entstehung verdanken, keinerlei Eigentümlichkeit, welche die Reduktion gerade auf diesen Punkt der Entwickelung zu verlegen gestattete, und auch die Vorgänge bei der Parthenogenese lassen sich, wie ich oben gezeigt zu haben glaube, ohne die Weismann'sche Annahme in sehr einfacher und durchaus befriedigender Weise erklären.

Schwieriger als diese von Weismann stammende Deutung des zweiten Richtungskörpers wäre die Minot-van Beneden'sche Hypothese von der Ausstoßung der „männlichen" Elemente, sowie die Weismann'sche Hypothese von der durch den ersten Richtungskörper vermittelten Entfernung des ovogenen Kernplasmas mit der phylogenetischen Erklärung der Richtungskörperbildung zu vereinigen. Denn diese Hypothesen bedingen die Annahme, daß die Entfernung der jetzt in den Richtungskörpern beseitigten Ei-

bestandteile früher, da die Richtungskörper selbst noch zur Entwickelung bestimmte Zellen waren, auf andere Weise bewerkstelligt werden mußte; daß also eine **Verlegung** des ursprünglichen Ausstoßungsvorganges stattgefunden habe, die meiner Meinung nach schwieriger zu erklären wäre als ein völliges Verschwinden der Richtungskörper selbst. Allein ich glaube den in Rede stehenden Hypothesen gegenüber auf diese und andere theoretischen Einwände verzichten zu können, da dieselben, wie mir scheint, hinlänglich durch Thatsachen widerlegt werden: nämlich durch jene von mir beschriebenen und noch zu beschreibenden bei der Reifung und Furchung des Eies von Ascaris megalocephala vorkommenden abnormen Fälle, in denen chromatische Elemente, die für den ersten oder zweiten Richtungskörper bestimmt gewesen wären, im Ei zurückbleiben, um an der Entwickelung teilzunehmen. Schon im I. Heft dieser Studien glaubte ich mit diesen Beobachtungen ein mächtiges Argument gewonnen zu haben „gegen alle Anschauungen, welche die Bildung der Richtungskörper als eine Einrichtung zur Entfernung von Kernmaterial betrachten welches für die Kopulation der Geschlechtszellen oder für die Embryonalentwickelung hinderlich sei".

Unter den dort beschriebenen Fällen waren mir besonders diejenigen von Interesse, in denen ein erster Richtungskörper infolge tangentialer Stellung der ersten Spindel nicht gebildet wird, sondern die demselben normalerweise zugeteilten Chromosomen im Ei zurückgehalten werden, um bei der nun erfolgenden Bildung eines einzigen Richtungskörpers halbiert zu werden und mit je einer Hälfte im reifen Ei zu verbleiben, wo sie sich, soweit verfolgbar, ganz ebenso verhalten wie die normalen Ei- und Spermachromosomen. Es braucht kaum gesagt zu werden, daß sich dieser abnorme Verlauf der Eireifung mit seinen Folgen speziell gegen die Weismann'sche Lehre von der Ausstoßung des ovogenen Kernplasmas richtet. Denn während ich selbst die vier Stäbchen, welche jedes der beiden Chromosomen der ersten Richtungsspindel zusammensetzen, als völlig gleichwertig betrachte, bestehen nach Weismann die zwei nach dem (normalerweise) äußeren Pol gekehrten Stäbchen eines jeden Chromosoma aus ovogenem Plasma, welches eben durch die Bildung des ersten Richtungskörpers entfernt werden soll; die inneren repräsentieren das Keimplasma. Bleiben nun, wie es bei tangentialer Stellung der ersten Richtungsspindel der Fall ist, zunächst alle vier durch die Teilung entstehenden Doppelstäbchen, und schließlich von jedem dieser Ele-

mente die eine Hälfte zurück, so enthält das reife Ei unter seinen vier mütterlichen Chromosomen zwei ovogene, deren Beteiligung an der Embryonalentwickelung mit der WEISMANN'schen Hypothese in Widerspruch steht.

WEISMANN hat jedoch erklärt [1]), daß durch diese Beobachtungen seine Theorie nicht widerlegt werde, und er macht zu diesem Behuf Folgendes geltend. Erstlich sei es, nachdem Mängel in der Teilungsmechanik verschiedentlich nachgewiesen seien, möglich, daß in den von mir beschriebenen Fällen tangentialer Lagerung der ersten Richtungsspindel die beiden Chromosomen nicht ihre ungleichwertigen Seiten gegen die Pole kehrten, sondern je ein aus Keimplasma und ein aus ovogenem Plasma bestehendes Stäbchen, unter welcher Annahme es in der That möglich wäre, daß bei der nun folgenden Bildung eines einzigen Richtungskörpers alles ovogene Plasma entfernt würde und nur Keimplasma im Ei zurückbliebe. — Es ist vielleicht glaubhaft, wenn ich sage, daß ich mir diesen Einwurf selbst vorgelegt, jedoch als nicht stichhaltig befunden habe. Wenn die beiden Chromosomen der ersten Richtungsspindel aus ungleichwertigen Hälften zusammengesetzt sein und der Zweck der Bildung des ersten Richtungskörpers gerade in der Beseitigung der einen Hälfte bestehen soll, dann müssen gewiss sehr vollkommene Einrichtungen vorhanden sein, welche eine richtige Lagerung der beiden Elemente in der Spindel garantieren. Und in der That, wenn wir uns auf den WEISMANN'schen Standpunkt stellen und dabei finden, daß unter vielen Tausenden von jungen Würmchen [2]) kein einziges pathologisch entwickeltes sich findet, so dürfen wir diese Einrichtungen wirklich als von idealer Vollkommenheit bezeichnen. Wie sollen nun gerade in jenen Fällen, in denen es einmal nicht zu einer Abschnürung des ersten Richtungskörpers kommt, nicht nur das eine, sondern gleich beide Chromosomen in eine unrichtige Lage gelangen? Dieses Zusammentreffen wäre höchstens — wenn auch immer ziemlich ungenügend — dadurch zu erklären, daß man direkt einen Zusammenhang zwischen der Chromosomenstellung in der Spindel und der Richtung dieser selbst zur Eioberfläche konstruierte, annehmend, daß bei seitlicher Richtung der ovogenen Teilstücke die Spindel eine tangentiale Stellung einnehmen müßte.

---

1) WEISMANN und ISCHIKAWA, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper.

2) Ich beziehe mich hier auf das große von mir studierte Material.

Eine solche Erklärung läßt sich jedoch sehr einfach durch die Thatsache abschneiden, daß die Achse der ersten Spindel zwischen radialer und tangentialer Lagerung jeden beliebigen Winkel zur Eioberfläche bilden kann, wonach ein Einfluß der Chromosomenorientierung auf die Stellung der Spindel mit Bestimmtheit ausgeschlossen werden darf. Ich glaube demnach zu dem Schluß berechtigt zu sein: falls die eine Hälfte des Chromosoma der ersten Richtungsspindel aus ovogenem Plasma besteht und diese Hälfte bei allen denjenigen Stellungen der Spindel, welche zur Abtrennung eines ersten Richtungskörpers führen können, dem einen Pol zugekehrt ist, so besitzt sie eine solche Orientierung auch bei tangentialer Lage der Spindel, und es müssen sonach von den in diesem Fall dem reifen Ei zugeteilten vier Stäbchen zwei aus ovogenem Plasma bestehen.

Weismann erklärt nun, daß auch dies seine Theorie nicht erschüttern könne; denn es frage sich eben, wie sich die beiden ovogenen Elemente nun bei der Embryonalentwickelung verhielten. Über diesen wichtigen Punkt konnte ich früher bereits (Heft II) so viel mitteilen, daß diese abnormen Elemente sich an der Bildung des ruhenden Eikerns ganz ebenso beteiligen wie die beiden anderen, daß fernerhin aus diesem Eikern, an Stelle von zweien, vier ganz typische Schleifen hervorgehen, und daß alle vier in der ersten Furchungsspindel sich regulär teilen. Ich muß gestehen, daß mir schon dieses Verhalten mit dem Begriff des ovogenen Plasma in seinem Gegensatz zum Keimplasma nicht wohl verträglich erscheint; allein ich vermag nun noch einige neue Beobachtungen anzuführen, welche lehren, daß auch die weitere Entwickelung durch das Zurückbleiben jener von Weismann als ovogen bezeichneten Chromosomen nicht gestört wird. Da nämlich die Richtungskörper des Ascarideneies bis zur vollen innerhalb der Eihüllen möglichen Ausbildung der jungen Würmchen nicht allein sich erhalten, sondern auch noch eine Zählung ihrer Chromosomen gestatten, so läßt sich für jeden Embryo feststellen, ob bei der Reifung des Eies, aus dem er entstanden ist, sich eine Irregularität zugetragen hat, es läßt sich genau angeben, ob Chromosomen, die für den ersten oder zweiten Richtungskörper bestimmt gewesen wären, im Ei zurückgeblieben sind, worauf dann die Untersuchung des Embryos selbst darüber Aufschluß giebt, ob diese abnormen Elemente eine Störung der Entwickelung verursacht haben. Mit ganz besonderer Sicherheit lassen sich natürlich die uns hier beschäftigenden Fälle konstatieren, in denen nur

ein einziger Richtungskörper mit vier Stäbchen gebildet worden ist, und in denen also zwei abnorme, nach WEISMANN ovogene Elemente im Ei zurückgehalten worden sind. Ich habe in meinem Material zwei ziemlich weit entwickelte, bereits spiralig aufgerollte Embryonen mit dieser Abnormität angetroffen, ohne daß es mir, abgesehen von einem vielleicht etwas größeren Volumen der Kerne, möglich gewesen wäre, im Bau derselben die geringste Abweichung von den gleichalterigen anderen, bei denen die Eireifung normal verlaufen war, wahrzunehmen. Da auf dem beobachteten Stadium bereits alle Organe angelegt sind, so berechtigen die genannten Fälle meines Erachtens zu dem Ausspruch, daß die im Ei zurückbleibenden Chromosomen des ersten Richtungskörpers die Gestaltung des werdenden Organismus in keiner Weise beeinträchtigen.

Noch wichtiger jedoch ist ein dritter derartiger Fall, der ein Stadium mit erst vier Furchungszellen betrifft. Vor zwei Jahren schon habe ich in einer kurzen Mitteilung[1]) eine eigentümliche Kerndifferenzierung während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala beschrieben, die, wie ich damals wahrscheinlich machen konnte und jetzt mit Bestimmtheit behaupten kann, der Differenzierung der Embryonalzellen in somatische und in Geschlechtszellen entspricht. Der feinere Vorgang ist bei typischem Verlauf der, daß die Kernstruktur des Eies (vier Schleifen) sich unverändert nur auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder nur auf eine u. s. w. forterbt, während jedesmal in der Schwesterzelle vor deren Teilung eine Ausstoßung der weitaus größeren Chromatinmenge aus dem Kern stattfindet, worauf der Rest in Gestalt zahlreicher äußerst kleiner Körnchen in die karyokinetische Figur eintritt. Eine genaue Analyse läßt überdies feststellen, daß von dieser Reduktion die Substanz aller vier, das Kerngerüst ursprünglich zusammensetzenden Schleifen betroffen wird, daß also sowohl an den ausgestoßenen, wie an den im Kern zurückbleibenden Teilen die beiden väterlichen und die beiden mütterlichen Chromosomen in wahrscheinlich ganz gleichem Maße Anteil haben. Nach einer gewissen Zahl von Teilungen hört dann dieser Differenzierungsprozeß auf; es persistiert eine einzige Zelle mit ursprünglichem Kern als Anlage der Geschlechtsdrüse, während die abgespaltenen kleinkernigen Zellen, bezw. deren Nachkommen, die somatischen Zellen repräsentieren.

Wie ich schon in meiner ersten Mitteilung über diesen Gegen-

1) Anatom. Anzeiger, II. Jahrg., Nr. 22, 1887.

stand hervorgehoben habe, beginnt die Reduktion meist nicht im Zweizellenstadium, sondern erst im Vierzellenstadium, wo dann gleich in drei Zellen zugleich die Reduktion vollzogen wird. Und diesen Zustand zeigt auch das oben erwähnte Präparat, das, wie der Besitz eines einzigen, vier Stäbchen enthaltenden Richtungskörpers beweist, aus einem Ei mit vier gewöhnlichen und zwei „ovogenen" Chromosomen hervorgegangen ist. Im einzelnen lassen die Kerne dieser vier Furchungskugeln folgende Beschaffenheit erkennen: in der einen Zelle treffen wir den Kern kurz vor seiner Auflösung an; das Chromatin ist zu isolierten Schleifen kontrahiert, deren Zahl zwar wegen zu enger Lagerung nicht mit Sicherheit bestimmt werden kann, die aber jedenfalls mehr als vier beträgt und auf Grund des von mir (Heft II) nachgewiesenen Zahlengesetzes mit größter Wahrscheinlichkeit als sechs angenommen werden darf. Von den drei übrigen Zellen enthält die eine einen Kern, der gerade im Begriff steht, Chromatinbrocken auszustoßen; die beiden anderen besitzen bereits fertige Spindeln, welche das typische Bild der Reduktion zeigen: eine aus zahlreichen kleinen Körnchen zusammengesetzte Äquatorialplatte und im Umkreis derselben die großen, zur Auflösung bestimmten Brocken. Obgleich es niemals möglich ist, die Körnchen der Äquatorialplatte genau zu zählen, kann doch mit aller Sicherheit festgestellt werden, daß es in diesen beiden Zellen etwa um die Hälfte mehr sind als gewöhnlich, und ebenso ist die Masse des ausgestoßenen Chromatins zweifellos eine größere.

Es läßt sich demnach behaupten, daß die Schicksale, welche die normalen vier Schleifen des Ascarideneies im Laufe der Entwickelung erleiden, genau ebenso auch von jenen beiden überschüssigen, eigentlich dem ersten Richtungskörper bestimmten Chromosomen durchgemacht werden. Auch diese erben sich in einer bestimmten Zellenreihe, die schließlich zu den Geschlechtszellen hinführt, äußerlich unverändert fort, während sie in allen primären somatischen Zellen eine bedeutende Reduktion und Umformung erleiden. Gerade dieser letztere Vorgang aber ist für unsere Frage von besonderer Wichtigkeit. Es ist ganz gleichgiltig, welche Bedeutung dem Differenzierungsprozeß der Kerne thatsächlich zukommt: sobald man den Gegensatz zwischen Keimplasma und histiogenem Plasma, so wie es Weismann thut, statuiert, kann es gewiß für die Keimplasma-Natur einer Chromatinportion kein besseres Kriterium geben als die Thatsache der beschriebenen Reduktion. Chromatin, welches sich vom Ei unver-

ändert nur auf die Geschlechtszellen vererbt, dagegen in allen somatischen Zellen reduziert und umgeformt wird, das muß nach WEISMANN Keimplasma sein, es kann unmöglich aus einem in ganz bestimmter und höchst einseitiger Weise spezialisierten Kernplasma, wie es das ovogene nach WEISMANN sein müßte, bestehen. Sonach enthält also der erste Richtungskörper in seinen vier Chromatinstäbchen Keimplasma oder, falls man diesen Begriff vermeiden will, eine Kernsubstanz, welche derjenigen des normalen Ei- und Spermakerns vollkommen gleichwertig ist. Damit ist aber, wie ich glaube, nicht nur die Hypothese WEISMANN's endgiltig widerlegt, sondern zugleich auch der beste Beweis für die Richtigkeit der phylogenetischen Hypothese der Eireifung erbracht, was nicht näher auseinandergesetzt zu werden braucht.

Verzeichnis der citierten Litteratur.

1. A. Agassiz and C. O. Whitman, The Development of Osseous Fishes. II. The preembryonic stages of development. Part first. Mem. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Vol. XIV, No. I.
2. Auerbach, Organologische Studien, Heft II. Breslau 1874.
3. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.
4. E. van Beneden, Sur la fécondation chez l'Ascaride mégalocéphale (Rectification). Anatom. Anz., III. Jahrg., No. 4 und 5, 1. Febr. 1888.
5. E. van Beneden et Ch. Julin, La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Acad. roy. des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique. 53me année, 3me série, t. VII, 1884.
6. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrbuch, Bd. XII, 1887.
7. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei unbefruchtet sich entwickelnden Insekteneiern. Verh. des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg. N. F. Bd. IV, H. 2.
8. F. Blochmann, Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb.
9. A. Boehm, Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
10. A. Bolles Lee, La Spermatogénèse chez les Chétognathes. La Cellule, Tom. IV, fasc. I.
11. Th. Boveri, Über die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. II, H. 3, 1886.
12. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft I. Jena 1887.
13. Th. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, H. 3, 1887.
14. Th. Boveri, Über partielle Befruchtung, l. c. Bd. IV, H. 2, 1888.
15. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft II. Jena 1888.

16. Th. Boveri, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. V, H. 2, 1889.

17. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwickelungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Senckenberg. Naturf. Ges., Bd. X, 1876.

18. O. Bütschli, Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biolog. Centralbl., Bd. IV, 1885.

19. Carnoy, La vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. La Cellule, Tom. II, fasc. 1.

20. Carnoy, La segmentation de l'oeuf chez les Nématodes. La Cellule, Tom. III, fasc. 1.

21. von Davidoff, Untersuchungen zur Entwickelungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle. Mitt. a. d. Zool. Station zu Neapel, Bd. IX, H. 1, 1889.

22. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen III. Die Befruchtung und Teilung des Eies bei Echinodermen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1882.

23. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.

24. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX, 1887.

25. Fol, Recherches sur la fécondation et la commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, Tom. XXVI, 1879.

26. Garnault, Sur les phénomènes de la fécondation chez l'Helix aspera et l'Arion empiricorum. Zool. Anzeiger, XI. Jahrg., No. 296 und XII. Jahrg., No. 297, 1888/89.

27. Grobben, Die Entwickelungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arb. a. d. Zoolog. Inst. d. Univ. Wien, Tom. III, 1880.

28. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. I. Teil. Morph. Jahrb., Bd. I, 1875.

29. O. Hertwig, Beiträge etc. II. Teil. Morph. Jahrb., Bd. III, 1877.

30. O. Hertwig, Beiträge etc. III. Teil. Morphol. Jahrb., Bd. IV, 1878.

31. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. Jena 1888.

32. O. und R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluß äußerer Agentien. Jena 1887.

33. Kultschitzky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI, 1888.

34. Kupffer und Benecke, Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Festschrift für Th. Schwann. Königsberg i. Pr. 1878.

35. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bull. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Cambridge Mass., Vol. VI, 1881.

36. Platner, Über die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII, 1886.

37. Platner, Die erste Entwickelung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biolog. Centralbl., Bd. VIII, No. 17, 1. Nov. 1888.
38. Platner, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. I—VI. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.
39. Rabl, Über Zellteilung. Morph. Jahrb., Bd. X, 1885.
40. Strasburger, Histologische Beiträge, Heft I. Jena 1888.
41. Vejdovsky, Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Heft I. Reifung, Befruchtung und die ersten Furchungsvorgänge des Rhynchelmiseies. Prag 1888.
42. Waldeyer, Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXII, 1888.
43. Weismann, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.
44. Weismann und Ischikawa, Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern I. Ber. d. Naturf. Ges. zu Freiburg i. B., Bd. III, H. 1, 1887.
45. Weismann und Ischikawa, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zoolog. Jahrbücher. Abt. f. Anat. und Ontog. Bd. III.

Tafelerklärung.

Alle Abbildungen sind bei Anwendung einer Immersionslinse K von Zeiss gezeichnet, mit Ausnahme der Fig. 53 a (Taf. III), für welche Obj. 7 von Leitz benutzt wurde.

Tafel I.

Pterotrachea, Carinaria, Phyllirhoë.

Fig. 1. Keimbläschen eines Eies von Pterotrachea, unmittelbar nach der Ablage, mit 16 Chromosomen.

Fig. 2. Die 16 Chromosomen der Äquatorialplatte einer ersten Richtungsspindel von Pterotrachea.

Fig. 3. Erste Richtungsspindel von Pterotrachea in der Metakinese mit 16 Chromosomenpaaren.

Fig. 4. Pterotrachea: erster Richtungskörper und zweite Richtungsspindel mit 16 längsgespaltenen Chromosomen.

Fig. 5. Die 16 Chromosomen einer zweiten Richtungsspindel von Pterotrachea, in der Richtung der Spindelachse gesehen.

Fig. 6. a. Die nach Abtrennung des ersten Richtungskörpers (b) im Ei verbleibenden 16 längsgespaltenen Tochterelemente mit dem in Teilung begriffenen Strahlensystem (Ei von Carinaria).

Fig. 7. Ei von Carinaria nach der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers.

Fig. 8. Spermakern mit seiner Strahlung in einem Ei von Pterotrachea während des Bestehens der zweiten Richtungsspindel.

Fig. 9. Umbildung der 16 im Ei zurückbleibenden Tochterelemente der zweiten Richtungsspindel zum Eikern (Pterotrachea).

Fig. 10. Ei- und Spermakern von Pterotrachea mit je 16 fadenförmigen Chromosomen.

Fig. 11. Bildung der ersten Furchungsspindel im Ei von Pterotrachea; die Chromosomen sind noch in zwei den beiden Geschlechtskernen entsprechende Gruppen gesondert.

Fig. 12. Gequetschte Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel von Pterotrachea mit 32 längsgespaltenen Chromosomen, vom Pol gesehen.

Fig. 13. Die 16 Chromosomen einer ersten Richtungsspindel von Carinaria, bei schräger Ansicht der Spindel.

Fig. 14. Ei- und Spermakern von Phillirhoë; es ist in jedem Kern nur ein Teil der vorhandenen Chromosomen gezeichnet.

Tafel II.

Fig. 15—23. Sagitta bipunctata.

Fig. 15. Keimbläschen eines ausgewachsenen Eies mit 9 selbständigen Chromatinkörpern.

Fig. 16. Erste Richtungsspindel mit Äquatorialplatte vom Pol gesehen; 9 Chromosomen.

Fig. 17. Erste Richtungsspindel annähernd vom Pol gesehen, mit 2 aus je 9 längsgespaltenen Chromosomen bestehenden Tochterplatten, von denen die höher gelegene durch dunkleren Ton markiert ist.

Fig. 18. a. Zweite Richtungsspindel im Profil; b. dieselbe vom Pol; 9 längsgespaltene Chromosomen.

Fig. 19. Ei- und Spermakern mit je 9 fadenförmigen Chromosomen.

Fig. 20. Bildung der ersten Furchungsspindel.

Fig. 21. Desgleichen; die Verbindungslinie der beiden Pole ausnahmsweise nicht senkrecht auf der Verbindungslinie der beiden Chromosomengruppen.

Fig. 22. Äquatorialplatte einer ausgebildeten ersten Furchungsspindel, aus 18 Chromosomen zusammengesetzt.

Fig. 23. Ei- und Spermakern auf einem etwas späteren Stadium als dem der Fig. 19. In jedem Kern 9 Chromosomen.

Fig. 24—30. Ciona intestinalis.

Fig. 24. Der Spermakern mit seiner Strahlung kurz nach dem Eindringen ins Ei.

Fig. 25. Ei- und Spermakern in Kontakt; beide in der Knäuelphase.

Fig. 26. Die noch einfache kugelige Strahlensonne mit den beiden einander gegenüberliegenden Geschlechtskernen, die ihre definitive Größe noch nicht erreicht haben.

Fig. 27. Die Strahlensonne in Teilung begriffen; die beiden Geschlechtskerne in der Knäuelphase.

Fig. 28. Doppelstrahlung: die beiden Kerne mit kontrahierten stabförmigen Chromosomen.

Fig. 29. Die Kerne aufgelöst; die Chromosomen noch zu zwei den beiden Kernen entsprechenden Gruppen gesondert.

Fig. 30. Ei- und Spermakern in Kontakt; dieselben stehen kurz vor der Auflösung und sind gegenüber dem in Fig. 25 gezeichneten Stadium beträchtlich geschrumpft.

Fig. 31 und 32. Ascidia mentula.

Fig. 31. Richtungsspindel im Profil mit 9 gespaltenen Chromosomen.
Fig. 32. Richtungsspindel vom Pol mit 9 Chromosomen.

Tafel III.

Fig. 33—39. Tiara (sp.?).

Fig. 33. Die 14 Chromosomen der ersten Richtungsspindel in der Richtung der Spindelachse gesehen.
Fig. 34. Erste Richtungsspindel im Profil mit den vierteiligen Chromosomen, von denen nur ein Teil eingezeichnet ist.
Fig. 35. Erster Furchungskern; die weibliche Kernsubstanz in Form eines Gerüstes, die männliche in Form einer Kugel mit scheinbar körnigem Gefüge.
Fig. 36. Erster Furchungskern; die weibliche Kernsubstanz zu 14 fadenförmigen Chromosomen kontrahiert, die männliche noch zur Kugel vereint, aber gelockert.
Fig. 37. Erster Furchungskern; die noch stärker aufgelockerte Spermakugel giebt sich als dichter Fadenknäuel zu erkennen.
Fig. 38. Die Spermakugel hat sich in fadenförmige Elemente aufgelöst, die vollkommen mit den weiblichen übereinstimmen. Es lassen sich etwa 19 Chromosomen getrennt verfolgen, ein Rest ist noch dicht ineinander verschlungen und bezeichnet die letzte Spur der Spermakugel.
Fig. 39. Die beiden Tochterplatten einer ersten Furchungsspindel, in der Richtung der Spindelachse gesehen, mit je 28 Chromosomen.

Fig. 40—55. Echinus microtuberculatus.

Fig. 40. Keimbläschen mit 9 Chromosomen, kurz vor der Entstehung der ersten Richtungsspindel.
Fig. 41. Erste Richtungsspindel in Bildung begriffen, mit 9 Chromosomen; die beiden Pole decken sich.
Fig. 42. Zweite Richtungsspindel in Bildung begriffen; 9 Chromosomen.
Fig. 43. Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel mit 18 Chromosomen.
Fig. 44. Desgleichen.
Fig. 45. Desgleichen mit 27 Chromosomen.
Fig. 46. Erster Furchungskern; die weibliche Kernsubstanz zu 9 getrennten Fäden kontrahiert; die männliche noch zu einer dichten Kugel vereint.

Fig. 47. Erster Furchungskern; 9 weibliche Chromosomen; die männlichen noch dicht zusammengeknäuelt.

Fig. 48. Erster Furchungskern kurz vor seiner Auflösung; die Spermakugel hat sich in fadenförmige Chromosomen aufgelöst, die von den weiblichen nicht zu unterscheiden sind.

Fig. 49. Ein durch ein einziges Spermatozoon befruchtetes kernloses Eifragment zur Zeit, wo die einfache Spermastrahlung in zwei Strahlensonnen zerfallen ist, und die chromatische Substanz des Spermakerns sich in 9 Chromosomen aufgelöst hat, die sämtlich nur zu der einen Strahlenkugel in Beziehung stehen.

Fig. 50. Eine in Bildung begriffene erste Richtungsspindel mit 18 Chromosomen.

Fig. 51. Äquatorialplatte einer ersten Furchungsspindel mit 28 Chromosomen.

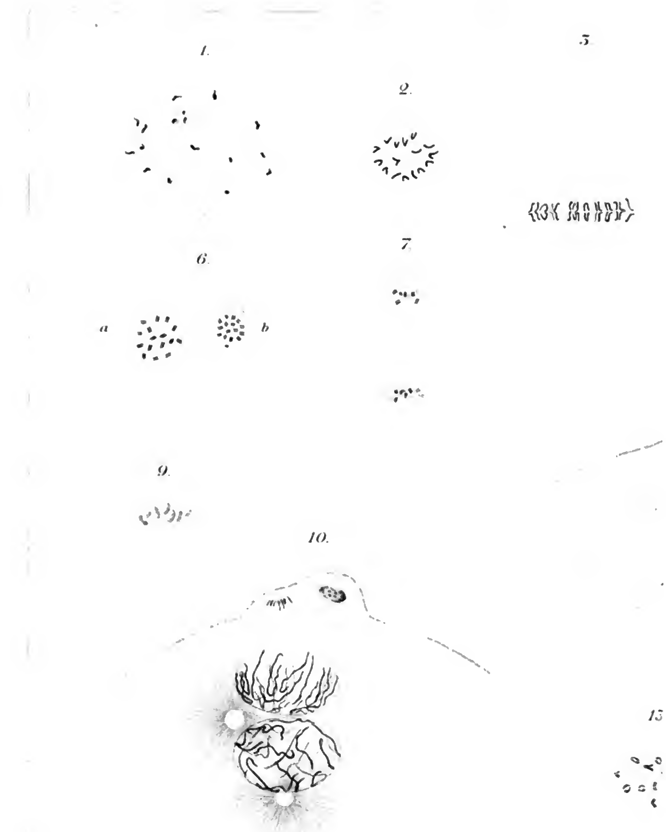
Fig. 52. Die 9 Chromosomen eines Spermaamphiasters aus einem Eifragment.

Fig. 53 a. Ein Ei mit erster Furchungsspindel, deren Äquatorialplatte abnormerweise nur von den Elementen des Eikerns gebildet ist, während der Spermakern unbeteiligt in der Peripherie liegt. — Fig. 53 b. Die Äquatorialplatte des in a gezeichneten Eies bei stärkerer Vergrößerung, mit 9 Chromosomen.

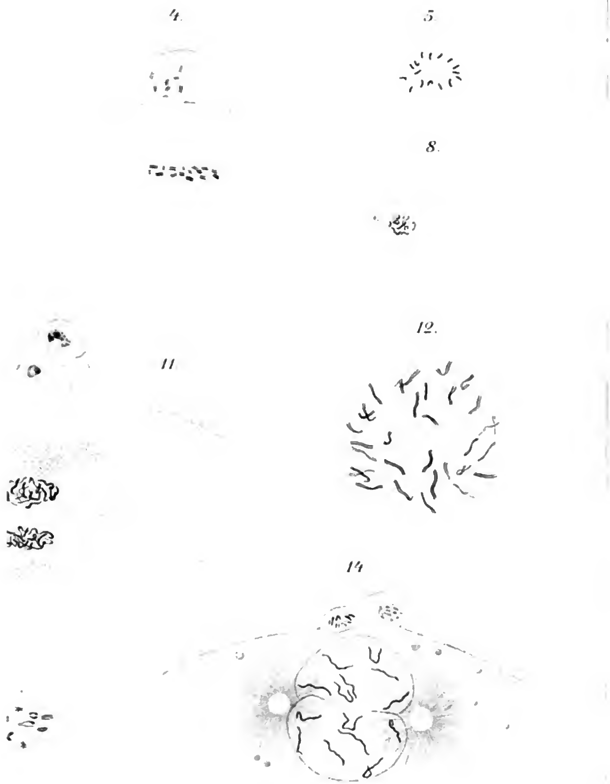
Fig. 54. Ei- und Spermakern bereiten sich abnormerweise selbständig zur Teilung vor.

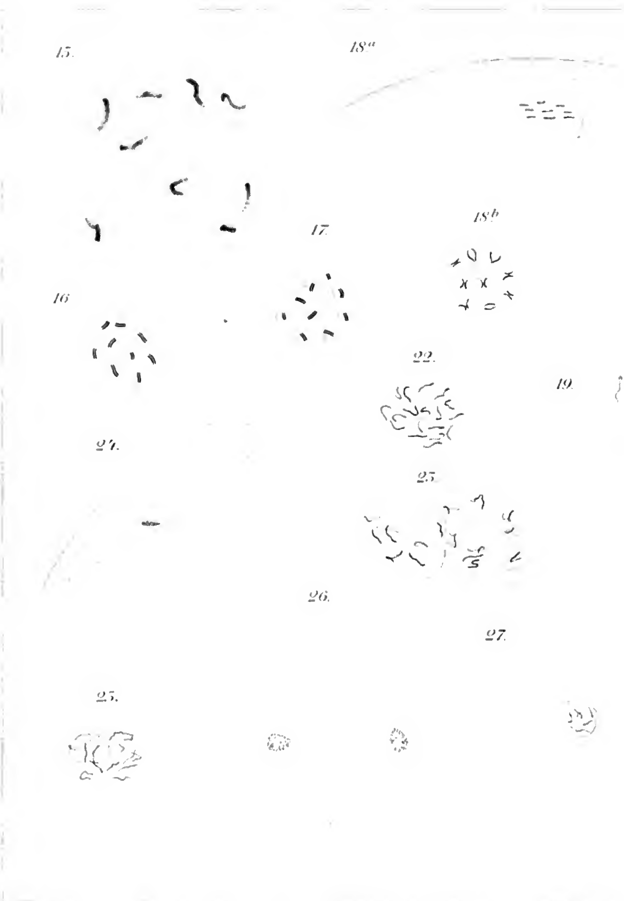
Fig. 55. Erste Furchungsspindel in Bildung begriffen; die Chromosomen zu zwei Gruppen gesondert, von denen die eine dem Ei-, die andere dem Spermakern entspricht.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.


1.
2.
3.
6.
a
b
7.
9.
10.
13.

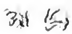
Taf. I.




15.
18a
18b
17.
16.
22.
19.
24.
23.
26.
27.
25.



20.



21.



30.



31



32.

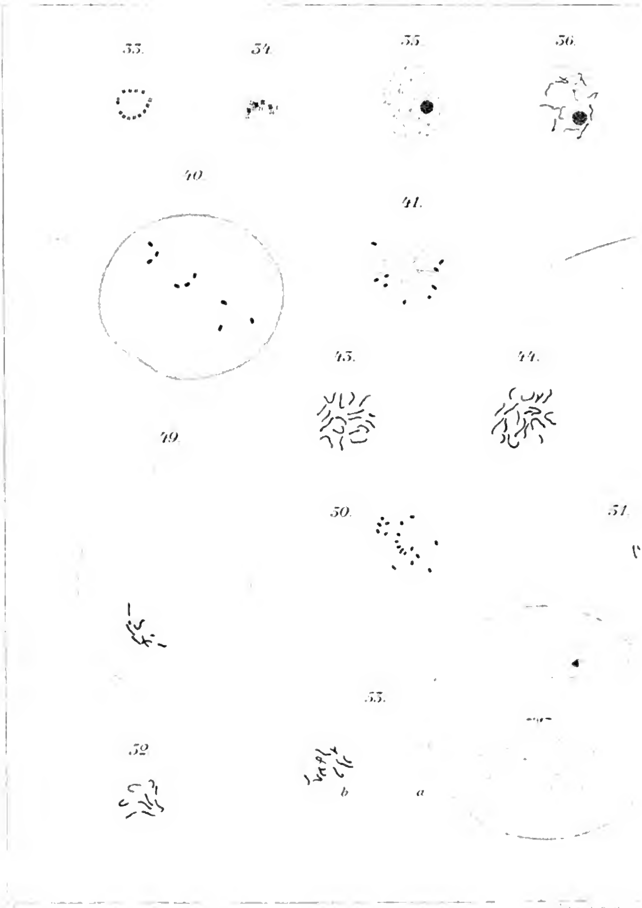


28.



29.




33.
34.
35.
36.
40.
41.
43.
44.
49.
50.
51.
52.
53.
b
a

Taf. III.

